

Б. ХВАТОВ

**ОПЛОДОТВОРЕНИЕ
И РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ
ЗАРОДЫШЕЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
ЖИВОТНЫХ**

**КРЫМИЗДАТ
1954**

гп 45055

Б. П. ХВАТОВ,

проф., зав. кафедрой гистологии и эмбриологии
Крымского медицинского института им. И. В. Сталина

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ
И РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ
ЗАРОДЫШЕЙ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
ЖИВОТНЫХ

Под общей редакцией проф. В. В. Бобина

32959

Проверка
2007



К Р Ы М И З Д А Т
Симферополь · 1954

В настоящей книге обобщены литературные данные и результаты исследований автора о процессе оплодотворения и ранних стадиях развития зародышей сельскохозяйственных животных.

Книга рассчитана на ветеринарных врачей, зоотехников, работающих в области искусственного осеменения животных, и биологов, занимающихся изучением воспроизводительной функции животных.



УДК 636.09
636.09.001.001.001.001

ПРЕДИСЛОВИЕ

Одной из основных задач сельского хозяйства в нашей стране, поставленных сентябрьским Пленумом ЦК КПСС, является увеличение поголовья скота, разведение сильных, здоровых и продуктивных животных.

Опыт передовиков социалистического животноводства показал, что при хорошей организации хозяйства, внимательном и любовном отношении к животным можно добиться значительного повышения их продуктивности, снижения яловости и перегулов.

Общеизвестно, что основным условием, обеспечивающим нормальное размножение животных, является полноценное их кормление и правильное содержание. По данным ветеринарии, наиболее часто встречающееся бесплодие или пониженная плодовитость связаны с общей или качественной недостаточностью кормов (алиментарное бесплодие). Содержание животных в плохих помещениях, неприспособленных к зимним условиям, так же, как и недостаточное использование солнечного освещения, сказываются на обмене веществ у животных и могут вызвать бесплодие или снижение плодовитости.

Перегулы и временное бесплодие имеют место при неправильной организации осеменения животных, без точного учета полового цикла животных и факторов, его обуславливающих.

Работами советских биологов на практике доказана правильность мичуринского учения о наследственности и ее изменчивости под влиянием условий жизни организма. На этой основе плодотворно проводится племенная работа, создание и выведение новых высокопродуктивных пород животных, чему способствует разработанная советскими учеными техника искусственного осеменения сельскохозяйственных животных.

Организация мероприятий в области разведения сельскохозяйственных животных требует точных знаний их биологии.

Биология размножения, включая общие вопросы, базируется на конкретных данных эмбриологии (науки о развитии зароды-

шей), анатомии с гистологией (науках о строении организмов) и физиологии.

Предлагаемая книга в доступной форме излагает данные об оплодотворении и ранних стадиях развития домашних сельскохозяйственных животных. При этом использованы основная научная литература и материалы собственных исследований автора.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ЖИВОТНЫХ И ЕГО БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

„Жизнь — это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка“.

(Энгельс, „Диалектика природы“)

Обмен веществ обуславливает развитие живого вещества и неотъемлемую его функцию — размножение.

При всем разнообразии форм размножения в природе у растений и животных можно установить два основных способа размножения: бесполой и половой.

Бесполой способ размножения проявляется в виде деления простейших одноклеточных, путем образования спор, а также отделением частей тела или органов в виде отростков или черенков. Бесполое размножение распространено в растительном мире, а также наблюдается и у некоторых представителей беспозвоночных животных.

При бесполом размножении жизнь растения или животного продолжается с того этапа развития, до которого дошла отделившаяся часть организма.

Половое размножение осуществляется при помощи половых клеток.

Половой способ размножения распространен в природе гораздо шире, чем бесполой. Этим способом размножаются как растения, так и животные.

В чем сущность и значение полового размножения? Ответ на этот вопрос дает учение Ч. Дарвина и передовая мичуринская биология.

Ч. Дарвин, основываясь на многочисленных наблюдениях, пишет: „... у животных и растений скрещивание между различ-

ными разновидностями или между особями одной и той же разновидности, но различного происхождения, сообщает потомству особенную силу и плодовитость (Ч. Дарвин. Происхождение видов. Собр. сочинений, том 3, стр. 340, 1939).

К. А. Тимирязев рассматривал половое размножение как скрещивание, а следовательно, как источник изменчивости. При половом размножении в каждом существе сливаются и борются организации двух родителей.

Мичуринская биология установила, что при половом размножении соединяются воедино половые клетки двух разных организмов, развивавшихся в разных условиях и вследствие этого имеющих разную биологическую приспособляемость. Этим обогащается приспособляемость к условиям существования возникающего организма. В связи с этим половой способ размножения является биологически наиболее полноценным, так как при нем происходит слияние мужских и женских половых клеток, по своим особенностям отличающихся друг от друга и дающих начало новому организму, у которого жизненность и возможность изменчивости гораздо выше, чем это было бы, если бы организм развивался из каждой отдельной неоплодотворенной клетки.

Способы размножения животных крайне разнообразны.

Анализируя процесс полового размножения у позвоночных животных, остановимся на некоторых примерах.

У целого ряда животных — у многих видов рыб и земноводных — яйца (икра) откладываются в воду. Самец также выбрасывает семя в воду, где совершается оплодотворение.

Рассмотрите икринку лягушки: это наиболее доступный объект. Она представляет собой круглое тельце около 2 мм в диаметре. Икра одета тонкой оболочкой из белкового вещества, которое сильно набухает в воде. Через прозрачную оболочку можно увидеть шаровидное тельце — яйцо, частично окрашенное в черный цвет. Яйца лягушки быстро развиваются. Но быстрота их развития зависит в значительной степени от температуры. Тепло ускоряет развитие, а холод задерживает. Внешние условия имеют огромное значение в процессе развития организма.

В икринке появляется зародыш, который на первом этапе своего развития питается за счет желтка, заложенного в яйце. Зародыш растет, истончается оболочка. Головастики, освободившийся от оболочки, добывает себе пищу в воде, где происходит его дальнейшее развитие. С развитием и ростом изменяется и внешний вид головастика, вырастают конечности, рассасывается хвост. Жабры заменяются легкими. Совершается метаморфоз — превращение головастика в лягушку.

Весь процесс развития лягушки так же, как и рыбы, можно проследить от оплодотворения до формирования взрослой особи. Это развитие протекает в воде и доступно наблюдению.

Исследование ранних стадий развития требует применения микроскопа.

Сложным является непосредственное наблюдение за процессом оплодотворения на живых яйцах, так как величина икринки не позволяет применить сильное увеличение микроскопа, а при малых увеличениях недостаточно четко видны живчики.

В связи с этим при изучении процесса оплодотворения и развития икры пользуются специальными методами. Икринки помещаются в жидкость, которая, быстро убивая объект, особо не искажает его строения. Из икринки изготавливают тонкие срезы—микроскопические препараты. На серии таких препаратов изучается деление клеток и формирование органов зародыша.

Наблюдения за процессом оплодотворения и развитием рыб позволили разработать методы искусственного осеменения икры, которые с успехом применяются в рыбной промышленности.

Другой, наиболее удобный объект эмбриологических изысканий—оплодотворенное яйцо птиц. Изучение развития цыпленка способствовало разъяснению многих вопросов биологии.

Вскрывая яйцо в различные сроки насиживания или инкубации, можно последовательно проследить за развитием организма. Однако и на этом объекте трудно выявить оплодотворение и самые ранние стадии развития.

Оплодотворение у птиц осуществляется не во внешней среде, как у лягушки и у многих видов рыб, а в половых путях самки. После спаривания живчики проникают в верхнюю часть яйцевода и скапливаются около перешейка и в воронке. Здесь происходит встреча яйца с живчиком.

Для того чтобы изучить этот процесс, нужно убивать птицу в различные периоды яйценоскости и рассматривать яйцо, когда оно отделилось от яичника. В это время яйцо еще лишено оболочек и представляет собой округлую яйцевую клетку „желток“.

Имеются данные о том, что при оплодотворении в желток обычно внедряется сразу несколько живчиков (от 6 до 12). Живчики сравнительно долго могут оставаться живыми в половых путях курицы, иногда 25—30 дней. Доказательством этому служит то, что в течение указанного промежутка времени курица без повторных совокуплений откладывает оплодотворенные яйца, хотя количество оплодотворенных яиц резко снижается.

После оплодотворения яйцеклетка начинает развиваться. Происходит дробление с образованием клеток в виде диска в поверхностном участке желтка. Оплодотворенное яйцо, развиваясь, продвигается по яйцеводу в течение 20—24 часов. Одновременно желток покрывается студенистой оболочкой—„белком“, а в нижнем отделе половых путей—известковой скорлупой. Белок и скорлупа образуются за счет выделения секрета желез, имеющих в половом тракте птицы.

Оплодотворенное яйцо, снесенное курицей, представляет первую, раннюю стадию развития цыпленка. На поверхности желтка выступает в виде диска белое пятнышко, окруженное узким пространством просветленного желтка. Это зародыш. При вскрытии скорлупы наличие пятнышка безошибочно позволяет определить — оплодотворено ли яйцо. Неоплодотворенные яйца не имеют этого характерного диска.

Яйцо, снесенное курицей, попадая из половых путей в иную внешнюю среду, приостанавливает свое развитие. Для дальнейшего его развития необходимы новые условия: определенная температура, влажность и др., что создается насиживанием или инкубацией. Во время эмбриональной жизни цыпленок использует для питания и развития основную массу желтка и белка, заключенную в яйце.

У млекопитающих животных оплодотворение и развитие зародыша протекает в организме матери. В связи с этим эмбриологические исследования ранних стадий развития млекопитающих еще более сложны, чем у рассмотренных выше животных.

Яйцо млекопитающих имеет очень маленькие размеры. Оно видно только под микроскопом, причем трудно установить момент его выделения из яичника, еще труднее определить момент оплодотворения, которое происходит в верхних отделах половых путей — в яйцеводах. Маленький размер раннего зародыша затрудняет его поиски. Исследование упрощается только тогда, когда зародыш достигает размера, видимого в простое увеличительное стекло или невооруженным глазом. Такие зародыши обнаруживаются в матке самки. Они помещаются в плодном мешке и имеют уже зачатки всех основных органов.

Обобщая все вышеизложенное, можно сделать следующие выводы:

Индивидуальное развитие позвоночных животных начинается с процесса оплодотворения. Этот процесс у одних животных (лягушка, многие рыбы) происходит вне организма матери. Вне организма матери у этих животных протекает и развитие зародыша. У других животных (птицы, а также пресмыкающиеся) процесс оплодотворения происходит внутри организма матери, в половых путях самки. Здесь же протекают самые ранние стадии развития оплодотворенного яйца. Дальнейшее же формирование зародыша совершается вне организма матери.

У млекопитающих животных как оплодотворение, так и развитие зародыша происходят в организме самки.

Приведенные примеры достаточно наглядно показывают, что эмбриология как наука о развитии организмов, являясь разделом биологии, должна основываться на общих положениях передовой биологии, учитывая особенности жизни отдельных представителей животных.

Эмбриология животных включает материалы о развитии как позвоночных животных, так и многочисленных представителей беспозвоночных животных.

Данные сравнительной эмбриологии позволяют выяснить общие законы развития организмов.

Для практики животноводства имеет большое значение решение вопросов о развитии млекопитающих, а из них — особенно сельскохозяйственных животных.

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ДОМАШНИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В данном разделе приводятся общие сведения о половой системе самцов и самок домашних млекопитающих, необходимые для понимания процесса оплодотворения у сельскохозяйственных животных.

Следует отметить, что половая система закладывается у эмбрионов на очень ранней стадии развития. На первом этапе в зачатке не представляется возможным определить пол зародыша. Половые железы имеют вид валика, на поверхности которого под микроскопом обнаруживаются первичные половые клетки.

На основании неправильных построений Вейсмана и его лженаучного представления о непрерывности „зародышевого пути“¹ и независимости половых клеток от организма, появились исследования, авторы которых пытались выделить половые клетки, как клетки особые, стоящие вне связи с организмом, образующиеся как самостоятельный зачаток и берущие свое начало от исходной зародышевой клетки.

Работами советских ученых опровергнуты положения Вейсмана. Доказано, что у разнообразных представителей животного мира, как позвоночных, так и беспозвоночных, зародышевые половые клетки развиваются, как и все другие клетки, в результате развития всего организма, причем образование половых клеток имеет место у половозрелых животных.

У млекопитающих при дальнейшем развитии половой закладки наблюдается ряд сложных изменений, выражающихся во вращении половых клеток в подлежащую соединительную ткань. При этом формируется либо мужская половая железа — семенник, либо женская половая железа — яичник. Одновременно начинается развитие всей половой системы: у самцов происходит развитие семенных протоков и придаточных половых желез, у самок — развитие яйцеводов, матки, влагалища, а также наружных половых органов.

У эмбрионов первой трети утробной жизни уже сформированы половые органы, имеющие характерные половые отличия.

¹ По Вейсману, половые клетки потомков происходят непосредственно от половых клеток родителей.

СТРОЕНИЕ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ САМЦОВ

Различают наружные и внутренние половые органы.

Вскрытие и соответствующая анатомическая препаровка позволяют выявить строение всего полового аппарата. В нем различают: семенники в мошонке, отводящие семя пути с придаточными железами, мочеполовой канал и совокупительный орган.

Семенники. Развитие мужских половых клеток, называемых живчиками, спермиями, или сперматозоидами, происходит в семенниках. Одновременно семенники являются железами, которые выделяют в кровь вещества (мужской половой гормон), влияющие на развитие половых признаков и половое влечение.

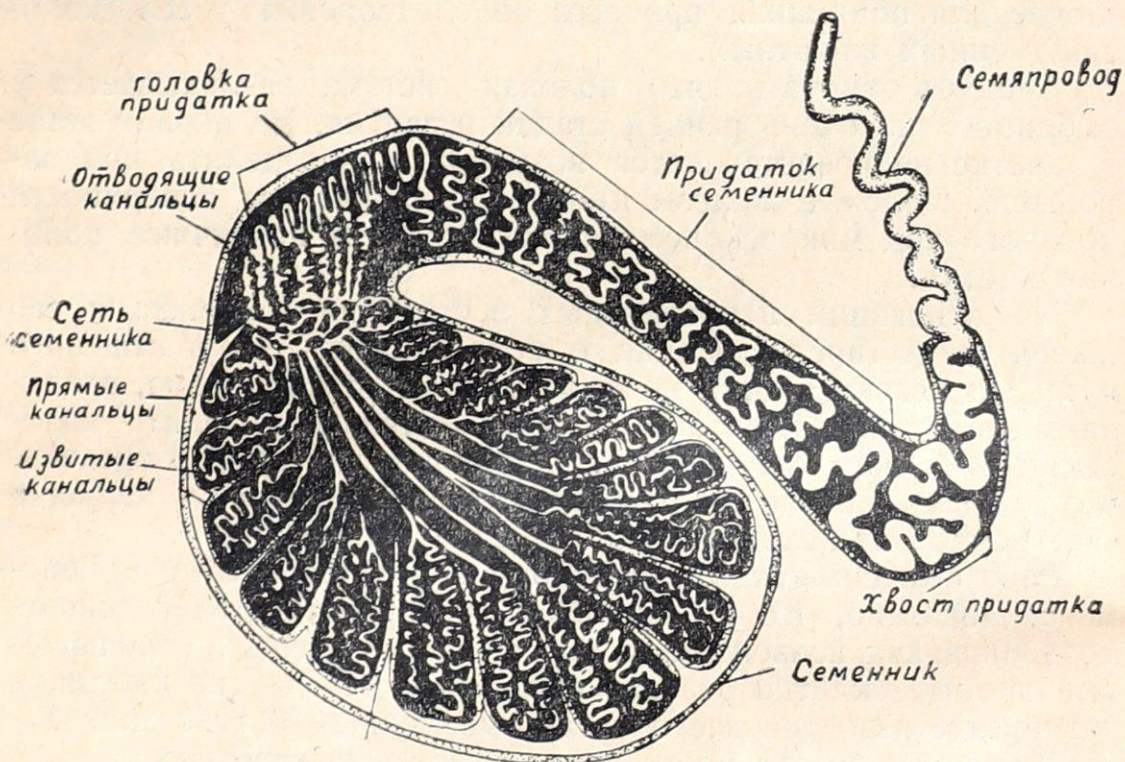


Рис. 1. Схема строения семенника и придатка у млекопитающих.

Семенники расположены в мошонке. Они прощупываются в виде больших овальных тел, имеющих на поверхности колбасовидное утолщение—придаток. Придаток переходит в тяж—семенной канатик. Последний в виде шнура направляется в брюшную полость.

При вскрытии мошонки семенники легко отделяются от ткани мешка. Их размеры: у быка 12—14 см длины и 6—7 см толщины, весят 300—350 г; семенники барана весят 200—300 г; жеребца—150—200 г. Семенники борова очень варьируют в размерах и у больших хряков по весу и величине превышают семенники названных животных.

Строение семенника с придатком представлено на прилагаемой схеме (рис. 1). Семенник одет плотной оболочкой в виде плевы—это соединительная ткань. Она делит орган на перегородки, в которых располагаются сильно извитые трубки—извитые канальцы семенника. Если расправить один такой каналец, то его длина у барана будет равна примерно 70—75 см при незначительной толщине—0,1—0,2 мм. Между извитыми канальцами располагается соединительная ткань, в которой проходят кровеносные сосуды и нервы.

Извитые канальцы переходят сначала в прямые, затем соединяясь, образуют сеть канальцев. Последняя переходит в отводящие канальцы придатка, а затем в семяпровод, открывающийся в мочеиспускательный канал, наружный отдел которого проходит в половом члене.

В извитых канальцах образуются мужские половые клетки—сперматозоиды. Другие канальцы являются протоками, которые служат для накопления и сохранения сперматозоидов и выведения спермы при спаривании.

Тонкое строение канальцев и процесс развития сперматозоидов можно видеть только под микроскопом при большом увеличении. Для этого изготавливают специальные препараты—срезы семенников.

На таких препаратах извитые канальцы выделяются в виде рассеченных поперечно или косо трубок, в толще стенок которых видны различные стадии развития сперматозоидов (рис. 2).

Кроме этого, можно приготовить более простой микроскопический препарат, на котором тоже будут видны клетки, представляющие разные стадии развития сперматозоида. Следует разрезать свежий семенник и, выдавив слегка содержимое канальцев, приготовить из него тонкий мазок на стекле.

На поперечном разрезе видно (рис. 2), что извитой каналец имеет собственную оболочку из пластинчатой волокнистой соединительной ткани. Внутри от оболочки располагаются клетки, образуя стенку канальца. Среди них выделяются два вида клеток. Одни большие, имеющие форму конуса или пирамиды, своими основаниями прилегают к собственной оболочке канальца. Верхушка этих клеток обращена в просвет канальца, а ядро лежит у основания. Границы клеток неясны, у основания их протоплазма сливается, образуя нежный пласт—синтиций. Эти клетки называются питающими, фолликулярными, или клетками Сертоли. Второй вид клеток—половые. Они располагаются между питающими клетками в несколько рядов, имеют округлую форму и различную величину. Половые клетки находятся на разных стадиях развития и превращения в сперматозоиды.

Процесс развития половых клеток и их превращение в сперматозоиды получил название сперматогенеза.

Начальные фазы этого процесса можно наблюдать уже в семенниках эмбрионов и неполовозрелых животных, в канальцах которых совершается деление половых клеток, но эти клетки не превращаются в сперматозоиды, а погибают и рассасываются.

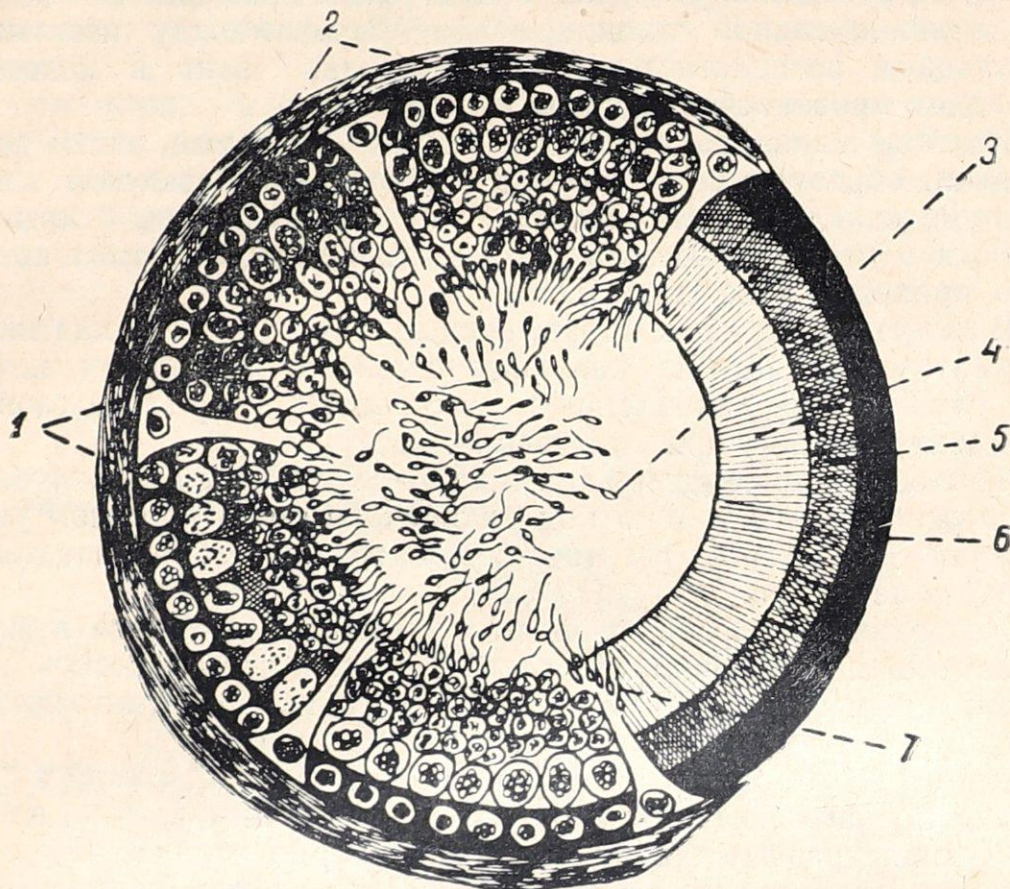


Рис. 2. Схема развития сперматозоидов в канальцах семенника (поперечный разрез). Цифрами 1, 2, 3, 4 обозначены последовательные фазы созревания половых клеток: 1—спермиогенный эпителий, 2—соединительнотканый отдел стенки, 3—просвет канальца, наполненный сперматозоидами, 4—зона сперматид, 5—зона сперматоцитов, 6—зона сперматогоний, 7—сертолиева протоплазма.

У половозрелых животных устанавливается сперматогенез, заканчивающийся образованием сперматозоидов.

Сложная картина этого процесса может быть представлена в следующем виде.

Незрелые половые клетки—сперматогонии, располагающиеся на периферии канальца, делятся и образуют следующие ряды клеток, получившие название сперматоцитов первого порядка. Эти сперматоциты вступают в стадию роста. Накапливая питательные вещества, они увеличиваются в размере. Достигнув определенного предела роста, сперматоциты вступают в период созревания, во время которого происходит следующее друг

за другом деление клеток с образованием сначала сперматозитов второго порядка, а из них сперматид.

Первое деление получило название редукционного, или деления созревания. При этом делении наблюдается уменьшение вдвое хроматина ядра.

Сперматиды располагаются ближе к просвету канальца между отростками питающих клеток. Здесь совершается их превращение в сперматозоиды. Все части клетки принимают участие в образовании сперматозоида. Клетка сильно вытягивается, в ней выделяется головка, где остается ядро клетки. Протоплазма образует вытянутое тело сперматозоида.

В результате этих сложных процессов образуется зрелая мужская половая клетка—сперматозоид, который состоит из головки, шейки, тела и хвоста (рис. 3).

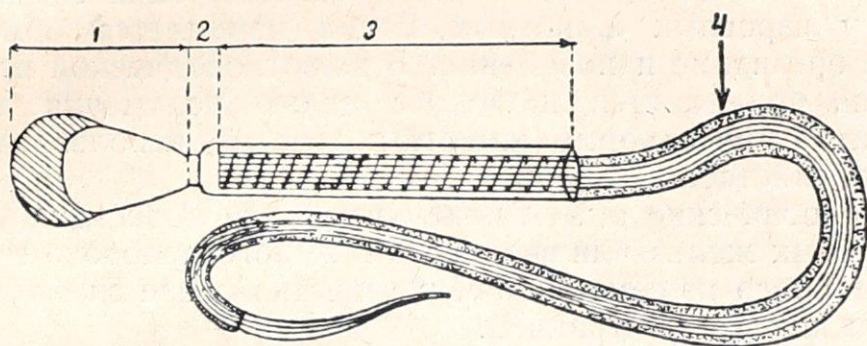


Рис. 3. Строение сперматозоида: 1— головка, 2— шейка, 3— тело, 4— хвост.

Иногда вследствие отклонения и ненормальностей развития возникают уродливые формы сперматозоидов с двумя головками или двумя хвостами.

Сперматозоиды различных видов животных имеют свои характерные особенности строения. Они отличаются по длине, форме головки и строению тела и хвоста.

Образовавшиеся в извитых канальцах сперматозоиды поступают в придаток, где их накапливается огромное количество, исчисляемое миллиардами. По данным В. К. Милованова, запас сперматозоидов в придатках обоих семенников сельскохозяйственных животных достигает обычно более 100 миллиардов.

Сперматозоиды должны созреть в придатке в течение нескольких (6—8) дней. При каждом спаривании выделяется большое количество спермы, но не весь ее запас. В придаток из семенника поступают новые сперматозоиды.

Сперма—жидкость, выделяемая из половых путей самцов, содержит не только сперматозоиды, но и секрет придаточных половых желез. Характер и количество этого секрета различны у разных животных.

Семенные пузырьки вырабатывают секрет, разбавляющий сперму и способствующий ее перемещению в половых путях самки. Железы, выводные протоки которых впадают в мочеиспускательный канал (куперовы железы), у быка и барана выделяют жидкий секрет, смазывающий мочеполовой канал. Эти же железы, очень сильно развитые, у хряка выделяют густой беловатый секрет, который закупоривает шейку матки после случки.

Предстательная железа выделяет жидкий секрет, значение которого еще недостаточно выяснено.

Выше было указано, что семенники являются железами, которые выделяют в кровь гормоны, влияющие на развитие половых признаков самца и проявление полового влечения.

Удаление семенников (кастрация) у животных в молодом возрасте изменяет их рост и развитие. Кастрация сказывается тоже и у взрослых животных, у них изменяется обмен веществ в организме и поведение. В животноводческой практике кастрация применяется широко с целью получения лучших результатов при откорме животных или их использовании на сельскохозяйственных работах.

Физиологические опыты показывают, что пересадка удаленных половых желез или введение мужского полового гормона, изготовленного из семенников, в известной мере снимает явления, связанные с кастрацией.

На основании современных данных можно считать установленным, что мужской половой гормон образуется в изви-
нутых канальцах семенника. Этот гормон продуцируется пита-
ющими клетками канальцев, и интенсивность его выделения
в кровь протекает параллельно со сперматогенезом. Химиче-
ская природа мужского полового гормона хорошо изучена.
Гормон получен синтетически и применяется в виде препара-
тов в медицине и ветеринарии.

Наблюдения практиков и экспериментальные исследования позволили выяснить ряд факторов, влияющих на деятельность половой системы самцов-производителей.

Прежде всего следует указать на влияние внешних усло-
вий как на сперматогенную, так и на гормональную функцию
половых желез.

Для домашних животных особенно важны условия их со-
держания. Голодание, пониженное и неполноценное питание,
а также утомление снижают деятельность семенников. Умень-
шается интенсивность сперматогенеза и снижается оплодотво-
ряющая способность спермы.

Перекорм животных, вызывающий ожирение, влечет за
собой те же последствия.

В связи с этим для самцов-производителей рекомендуется
специальный рацион с обязательным включением витаминов.

Отсутствие витаминов „А“ и „Е“ вызывает изменения в семенниках и прекращение сперматогенеза.

Для процесса сперматогенеза, а также выделения гормонов семенников имеет большое значение температура среды. Опыты показали, что мошонка является терморегулирующим органом. В холодное время мошонка сокращается, подтягивая семенники к туловищу, и они согреваются. В жаркие дни мошонка расслабляется, способствуя охлаждению семенников.

Искусственный перегрев семенников в течение нескольких суток путем непосредственного воздействия на кожу мошонки и семенников повышенной температурой вызывает снижение сперматогенеза вплоть до гибели половых клеток. Эти данные касаются млекопитающих.

Механизм этого воздействия не выяснен. Повидимому, большое значение имеет раздражение нервных окончаний кожи (рецепторов) мошонки и семенников.

У других животных, семенники которых расположены в брюшной полости, применение тепла вызывает иной эффект. Наши опыты, проведенные на цыплятах-петушках, показали, что согревание спины в области расположения семенников ускоряет их развитие. Это выражается в увеличении размера и преждевременном сперматогенезе; одновременно наблюдается увеличение гребня и проявление полового инстинкта, что свидетельствует также о выделении полового гормона. Эффект воздействия бывает выражен у цыплят 2—2,5 месяцев и рассматривается нами как результат раздражения рецепторов области, соответствующей расположению семенников (рис. 4).

В настоящее время доказано, что развитие и функция мужских половых желез связана также с нервно-гуморальной деятельностью гипофиза (железа внутренней секреции, расположенная у основания мозга), функция которого регулируется центральной нервной системой. Освещение (продолжительность дня), влияя через органы чувств (зрение), активирует эту железу, выделяющую гормон, стимулирующий деятельность семенников.

В деятельности половых органов ведущая роль принадлежит центральной нервной системе. Нервная система связывает организм животного с внешней средой.

Органы половой системы имеют богатую иннервацию. Многочисленные окончания нервов обнаруживаются в семенниках, придатке и наружных половых органах. Специальные нервные окончания формируются уже во время эмбрионального периода. У взрослых животных в коже полового члена имеются чувствительные нервные окончания, воспринимающие и передающие раздражения в центральную нервную систему.

Анализ этих раздражений и ответной реакции на них очень важен для понимания процесса размножения, особенно при

учете поведения животных во время случки или при взятии спермы для искусственного осеменения.

Этот раздел работы непосредственно связан с изучением высшей нервной деятельности животных и основывается на достижениях отечественной физиологии и учении И. П. Павлова о рефлексах ¹.

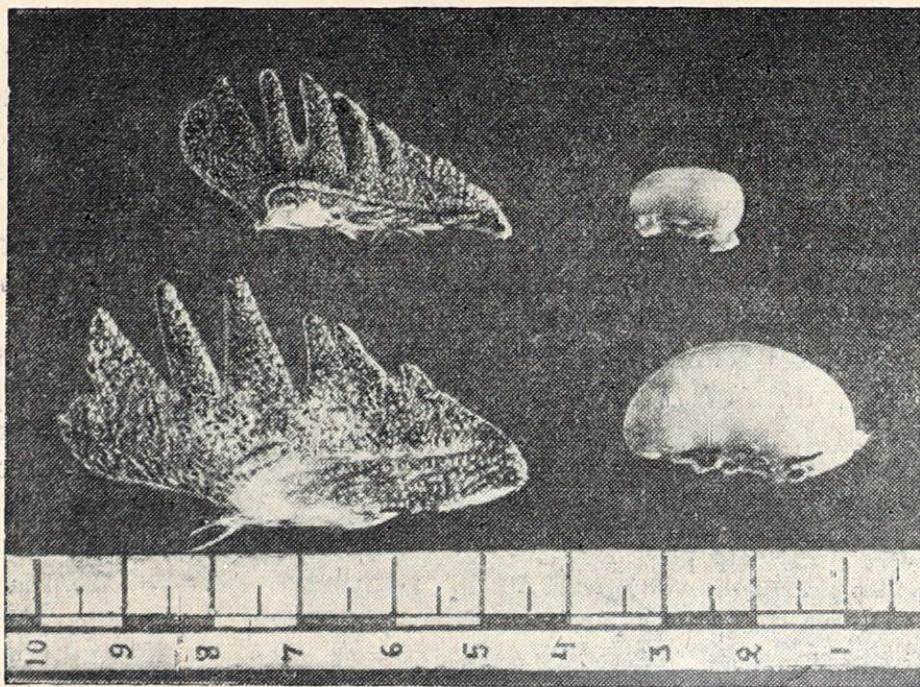


Рис. 4. Гребни и семенники петухов:верху—контрольного, внизу—опытного. Увеличение семенников после горячих припарок в области спины. Одновременно фотография демонстрирует изменения вторичных половых признаков (гребня) в связи с усиленной гормональной деятельностью семенников.

Существенный вклад в науку внесен исследованиями о половых рефлексах, проведенными во Всесоюзном институте животноводства.

В свете учения И. П. Павлова половые рефлексы выявляются в виде безусловных и условных.

Безусловные (или врожденные) рефлексы следующие: обнимательный рефлекс, эрекция (рефлекс набухания половых органов), совокупительный рефлекс, рефлекс выделения спермы (эякуляция).

Условные же половые рефлексы вырабатываются в течение жизни животного. Примером может служить условный

¹ Рефлекс — ответная реакция организма на те или иные воздействия, осуществляющиеся через нервную систему. Раздражение воспринимается чувствительными нервными аппаратами. По нервам раздражение передается в центральную нервную систему, где возникают импульсы, которые по нервам передаются соответствующим органам.

положительный рефлекс самца на самку, находящуюся в охоте, а условным отрицательным тормозной рефлекс—на самку вне охоты.

Приобретенные условные рефлексy могут исчезать или угасать. Так, если самца перевести с вольной случки на ручную, где самка ставится в станок и не может обороняться, то приобретенный рефлекс на самок в охоте угасает.

Способность покрывать чучело с искусственным влагалищем (с целью сбора спермы) связана с развитием условного рефлекса у самцов на неподвижность самки. Хряки идут на чучело, тогда как быки и бараны слабее. У последних хорошо развивается условный рефлекс на запах самки в охоте.

Вид и запах самки воспринимается органами чувств, и восприятие передается в соответствующие отделы коры головного мозга, где возникают очаги возбуждения, из которых импульсы направляются в подкорку, а затем через крестцовую часть спинного мозга к мышцам и сосудам полового члена.

Совокупительный рефлекс и рефлекс выделения спермы связаны с восприятием нервными окончаниями полового члена температуры, определенного осязательного раздражения и давления.

Анализ указанных рефлексов способствовал конструкции приборов для искусственного осеменения сельскохозяйственных животных.

СТРОЕНИЕ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ САМОК

Половой аппарат самок домашних млекопитающих построен по общему типу (рис. 5). В нем различают: яичники, яйцеводы, матку, влагалище и наружные половые органы.

Однако степень развития полового аппарата и соотношение размеров его отделов в значительной мере отличаются у разных видов животных. Наибольшего развития половой аппарат достигает у животных, приносящих многочисленный приплод, например, у свиньи (рис. 6).

Яичники являются парными органами, где происходит развитие яйцеклеток. Одновременно яичники являются железами, которые выделяют в кровь женские половые гормоны, обуславливающие характерные половые признаки самок и вызывающие последовательные изменения во всем половом аппарате.

Яичники располагаются в брюшной полости вблизи концов рогов матки и прикрепляются при помощи эластичных связок, являющихся продолжением широких маточных связок.

У молодых неполовозрелых животных яичники овальной формы и имеют гладкую поверхность. У половозрелых животных поверхность яичника бугриста вследствие наличия выступающих прозрачных пузырьков (фолликулов), наполненных жидкостью, и плотных округлых тел (желтых тел) различной величины.



Количество этих образований бывает различно у разных видов животных. У коровы и овцы их сравнительно мало. У свиньи много: 15—20 и больше. Поэтому яичники свиньи имеют особо бугристый вид (рис. 7).

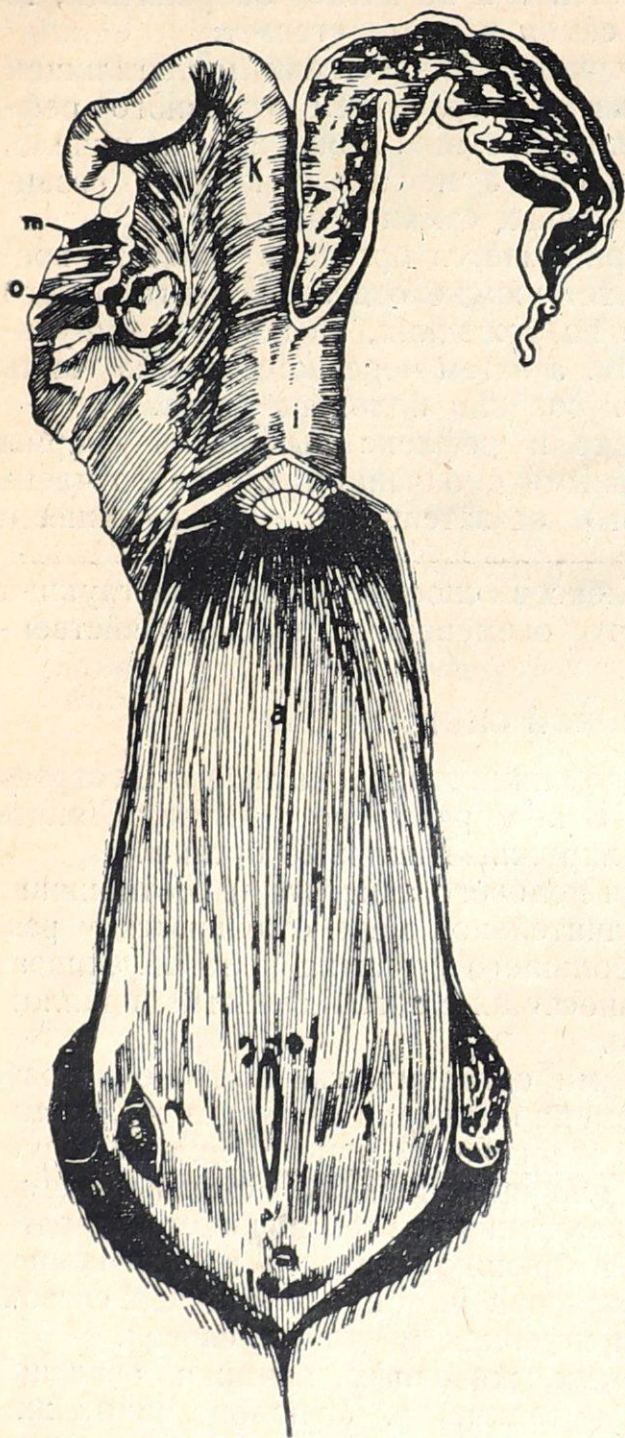


Рис. 5. Половые органы коровы: о — яичник, ш — яйцепровод, к — рог матки, і — тело матки, а — вскрытое влагалище.

Величина и вес яичников колеблется в зависимости от количества фолликулов и желтых тел. У коровы яичники весят 3—10 г, у свиньи 5—15 г.

На разрезе яичника видно его строение. В яичнике можно различить ворота, — место, где прикрепляется связка и куда входят в орган кровеносные сосуды и нервы. Далее выделяется центральная часть яичника, более плотная, называемая мякотным веществом или мозговым слоем. Вокруг мякотного вещества располагается корковое вещество, занимающее большую часть яичника. Корковое вещество содержит фолликулы и желтые тела.

Яичники одеты белочной оболочкой, поверхность которой покрыта клетками кубической, а местами уплощенной формы. Эти клетки называют первичными половыми (зародышевым эпителием). Они являются измененными клетками, покрывающими брюшину, — мезотелием.

Основу яичника составляет его строма, построенная из рыхлой соединительной ткани, между волокнами которой располагаются веретенообразные клетки. В строме

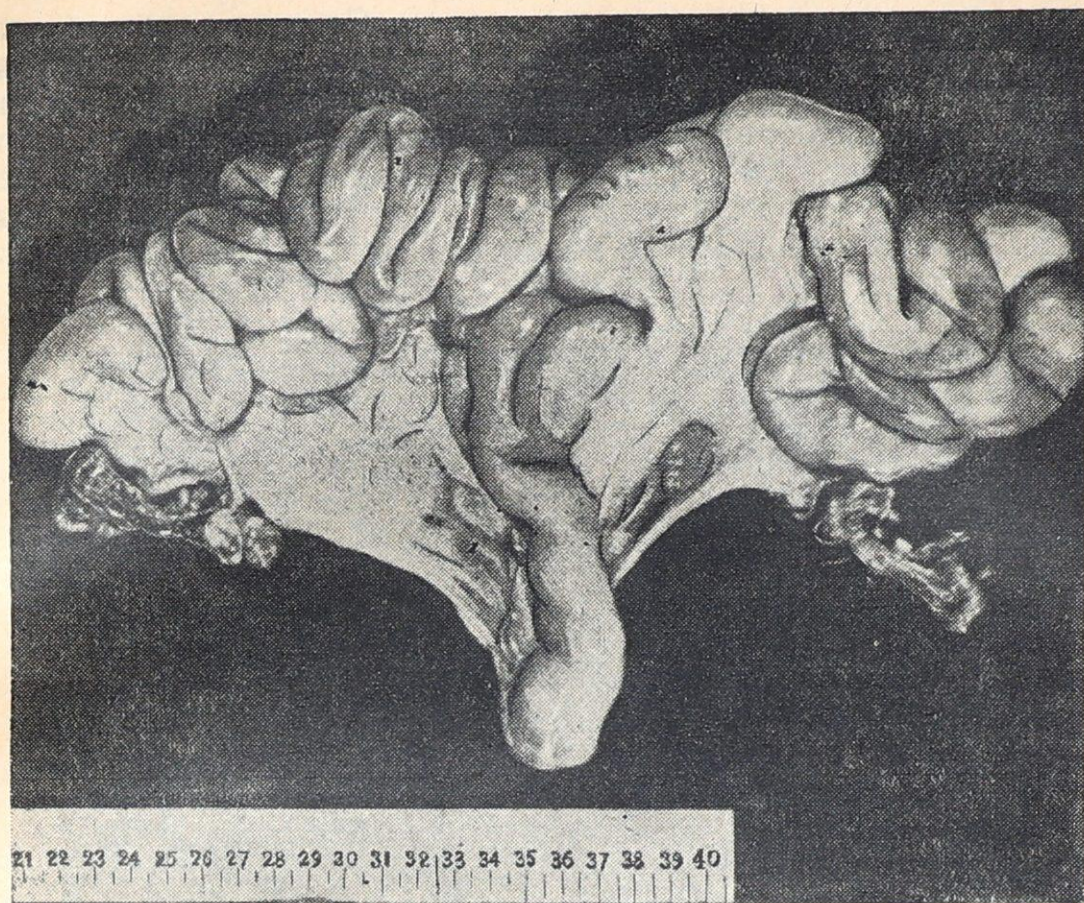


Рис. 6. Половой аппарат свиньи: длинные, сильно изгибающиеся рога матки переходят в ее тело.

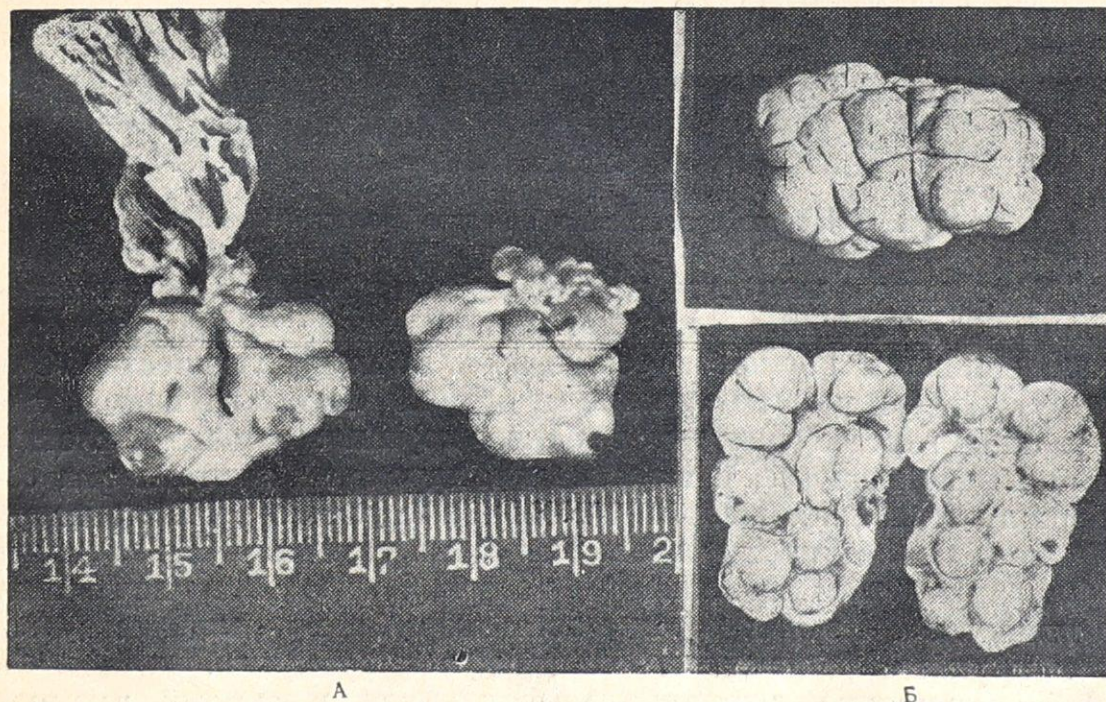


Рис. 7. Яичники свиньи: А — содержащие овулировавшие фолликулы, Б — яичники беременной свиньи, содержащие желтые тела.

проходят кровеносные сосуды и нервы. Следует отметить, что более крупные сосуды и нервы, расположенные в мягкотном веществе яичника, образуют многочисленные ответвления, которые направляются в корковое вещество. Здесь кровеносные сосуды окружают фолликулы. Нервы, проходя в строме, оканчиваются как на сосудах, так и на стенках фолликулов. Отдельные тонкие нервные волокна доходят до поверхности яичника (рис. 8).



Рис. 8. Нервные волокна в яичнике молодой свиньи.

В корковом веществе располагаются яйцевые клетки, находящиеся в разных фазах развития. Наиболее молодые (овогонии) занимают периферическую зону коркового вещества. Они округлой формы, небольшие и обычно лежат группами. Несколько глубже находятся более крупные яйцевые клетки, шаровидной формы, с шаровидным ядром; их протоплазма содержит зернышки желтка. Это яйцевые клетки в стадии роста. Такие яйцеклетки, окруженные другими уплощенными клетками (фолликулярным эпителием), получили название первичных фолликулов. Из них развиваются вторичные фолликулы, а затем крупные фолликулы, или граафовы пузырьки.

Превращение первичного фолликула в зрелый пузырек происходит следующим образом (рис. 9).

Плоские фолликулярные клетки первичного фолликула принимают кубическую форму, многократно делятся и окружают в несколько слоев яйцо. Яйцо тоже увеличивается в размере, накапливая желток. На поверхности яйца утолщается оболочка. На следующей фазе развития между клетками фолликулярного эпителия образуется небольшая полость, в которой появляется жидкость (фолликулярная жидкость). После этого пузырек

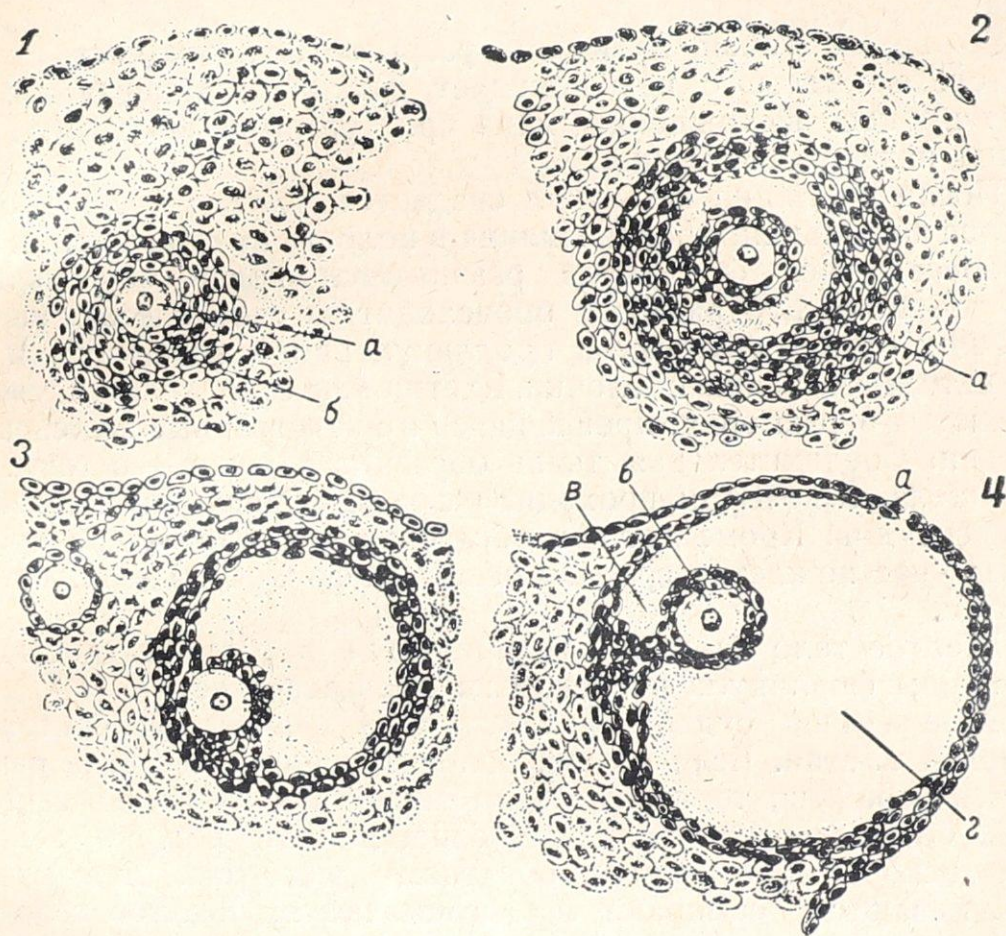


Рис. 9 (схема). Развитие фолликулов в яичнике млекопитающих. 1—первичное яйцо и многослойная оболочка из фолликулярных клеток: а — первичное яйцо, б — фолликулярные клетки; 2—образование фолликулярной жидкости: а — фолликулярная жидкость; 3—зреющий фолликул, яйцо и фолликулярные клетки оттеснены жидкостью к периферии; 4—зрелый фолликул: а — оболочка фолликула, б — яйцеклетка, в — яйцевой бугорок, г — фолликулярная жидкость.

начинает быстро расти. Развивается стенка фолликула, а в полости накапливается все больше и больше жидкости. Растущий пузырек окружается оболочками, образованными за счет окружающей соединительной ткани. Внутри пузырька помещается яйцо, заключенное в венец из фолликулярных клеток.

Такие вторичные фолликулы обычно обнаруживаются в яичниках в большом числе и видны невооруженным глазом в виде небольших пузырьков.

В следующую фазу развития вступают не все фолликулы. Только некоторые из них, окруженные более густой сетью кровеносных сосудов, быстро увеличиваются в размерах, превращаясь в зрелые граафовы пузырьки.

Таких зрелых пузырьков в яичниках коровы и овцы обычно бывает 1—2, редко больше. У свиньи их много: 15—20 и больше. Пузырьки достигают больших размеров: у коровы 1,5 см, у свиньи 1 см, — они выделяются на поверхности яичника.

Во время течки пузырьки разрываются, жидкость изливается, а вместе с ней покидает фолликул яйцевая клетка. Этот процесс выхода яйца при разрыве фолликула получил название овуляции.

После овуляции фолликул спадается, причем часто наблюдаются небольшие кровоизлияния в полость пузырька. На месте разорвавшегося фолликула развивается новое образование: желтое тело. Его развитие происходит за счет клеток, выстилающих стенку фолликула (фолликулярного эпителия), и соединительной ткани оболочки. Клетки эпителия делятся, увеличиваются в размерах, превращаясь в многогранные железистые клетки. Соединительная ткань образует волокна — остов желтого тела, в котором проходит разрастающаяся сеть кровеносных сосудов. Кроме того, в образовании желтого тела принимают участие клетки средней оболочки фолликула — текальные клетки.

Желтое тело быстро увеличивается в размере, достигает величины фолликула и несколько превышает ее.

Дальнейшая судьба желтого тела зависит от состояния яйцевой клетки. Если клетка оплодотворена и в матке развивается зародыш, то желтое тело остается в яичнике в течение всей беременности. Если же беременности нет, то желтое тело вскоре подвергается обратному развитию. Его клетки сморщиваются, отмирают и рассасываются. Желтое тело постепенно превращается в соединительнотканый рубец, который исчезает из яичника.

Как было упомянуто выше, не все фолликулы в яичнике вступают в стадию роста. Многие из них погибают на разных стадиях развития. Этот процесс гибели фолликулов получил название атрезии и наблюдается в яичниках как физиологическое явление. Гибнущие фолликулы получили название атретических. В таких фолликулах погибают яйцевые клетки и фолликулярный эпителий, но в более крупных пузырьках на некоторое время остаются текальные клетки, которые играют роль в обмене гормонов в организме.

Рост фолликулов и образование желтых тел происходят периодически, поэтому в зависимости от функционального состояния животного в его яичниках обнаруживается та или иная картина. При наличии зрелых и овулировавших фолли-

кулов в яичниках находят желтые тела в стадиях обратного развития. При наличии развитых желтых тел отсутствуют зрелые фолликулы. Но всегда, за исключением старых животных, в корковом веществе имеются яйцевые клетки и небольшие фолликулы.

В корковом веществе яичников заложено большое количество яиц. У взрослых коров в одном яичнике насчитывается 140 000 яиц, у свиньи — 120 000, у козы — 28 600, у молодой собаки — 200 000 яиц. Однако плодовитость животных зависит не от количества яиц, заложенных в яичниках, а от числа яиц, которые созревают и выделяются из яичников во время течки.

Излагая строение яичников, необходимо коснуться их возрастных особенностей.

Интенсивный процесс образования яйцевых клеток наблюдается уже в яичниках эмбрионов, причем у некоторых животных (корова, лошадь) у эмбрионов второго периода внутриутробной жизни из первичных фолликулов развиваются довольно крупные пузырьки (0,5 см в диаметре). У других животных (овца) такие фолликулы появляются у плодов перед рождением, у третьих, например, у свиньи — рост фолликулов начинается после рождения (у двухмесячных поросят).

Наши исследования иннервации яичников показали, что нервы проникают в яичники эмбрионов вместе с кровеносными сосудами и обнаруживаются в корковом веществе в период, когда происходит развитие фолликулов с полостью. Соответственно вышеизложенному о развитии фолликулов в яичниках эмбриона коровы в корковом веществе нервы выявляются раньше и в большем количестве, чем в яичниках свиньи. Однако у эмбрионов и неполовозрелых животных нервных волокон в яичниках значительно меньше, чем у взрослых. При этом не исключена возможность, что в определенный период развития организма в яичники вступают новые нервные стволы.

Пузырьки, наполненные жидкостью, образующиеся в яичниках эмбрионов и неполовозрелых животных, не достигают полного развития, а погибают, рассасываясь вместе с яйцевой клеткой.

В связи с этим в яичниках неполовозрелых животных можно наблюдать только начальную стадию развития фолликулов и гибель этих фолликулов, т. е. атрезию.

При наступлении половой зрелости в яичниках появляются фолликулы, которые овулируют, но при первой течке их обычно бывает меньше, чем у взрослых животных.

В яичниках старых животных развитие фолликулов прекращается. Корковое вещество не содержит уже яйцевых клеток, и орган представляет собой овальное соединительное тело.

Описанная картина строения яичников свойственна боль-

шинству млекопитающих. Некоторые особенности строения имеют яичники лошади и ослицы. У них во время эмбрионального развития яичники изгибаются, и в связи с этим корковый слой располагается не на поверхности, а в складке или ямке, называемой овуляционной ямкой. Поверхность этой ямки покрыта зародышевым эпителием, в глубине коркового слоя лежат фолликулы. Зрелые фолликулы, величина которых достигает у лошади 3—7 см, разрываются при овуляции в области ямки.

Яичники, так же как и семенники, являются железами внутренней секреции. Они выделяют в кровь вещества, именуемые женскими половыми гормонами. В различные периоды деятельности в яичниках образуется два основных гормона: фолликулин (или эстрон) и гормон желтого тела, или лютеогормон, называемый также прогестероном. Указанные гормоны хорошо изучены, установлены их химическое строение и основное действие на организм животных и половую систему. Гормоны получены в лаборатории искусственным путем.

Первый гормон — фолликулин продуцируется фолликулами, его выделяют эпителиальные клетки стенки пузырька. Этот гормон обнаруживается в фолликулярной жидкости и оказывает сильное действие на половые пути самки. Под влиянием фолликулина интенсивно разрастается слизистая оболочка матки и влагалища. В матке увеличиваются железы, т. е. происходят изменения, характерные для периода течки. В связи с этим фолликулин называют эстроном — гормоном течки (эструс — течка).

Второй гормон — прогестерон, — продуцируется желтым телом. Он, так же как фолликулин, вызывает изменения в половых путях самки. Под влиянием прогестерона железы матки разрастаются еще сильнее, что способствует прикреплению оплодотворенного яйца и развитию плаценты. Поэтому его еще называют гормоном беременности. Прогестерон тормозит развитие фолликулов в яичниках и наступление течки.

Действие указанных гормонов выявляется при исследовании всей половой системы и сказывается на изменениях, происходящих в ней во время полового цикла и беременности.

Строение полового тракта. Яйцеводы, матка и влагалище развиваются из парных трубок, носящих название мюллеровых протоков.

У зародышей на ранней стадии развития эти трубки начинаются вблизи образующихся почек и направляются к хвостовому отделу. Начальная часть этих трубок образует яйцеводы, средняя — раздвоенные рога матки, а в хвостовом отделе правая и левая трубки сливаются, формируя тело матки, шейку и влагалище. У копытных животных — лошади, коровы, овцы, свиньи — матка двурогая, причем у свиньи особенно сильно развиты рога матки (рис. 6).

Благодаря общности развития указанные отделы полового тракта копытных имеют некоторые сходные черты строения. Так, в стенках половых путей на всем протяжении можно выделить три оболочки: внутреннюю — слизистую, среднюю — мышечную и наружную — серозную, или брюшину. Но последняя покрывает только яйцеводы и большую часть матки. Наружной оболочкой влагалища является соединительная ткань. Тонкая структура оболочек в каждом отделе имеет свои особенности, причем это строение меняется в связи с физиологической деятельностью всей половой системы.

Яйцеводы у млекопитающих представлены в виде тонких изгибающихся парных трубок, заложённых в широких связках. По этим трубкам после овуляции происходит перемещение яиц в матку. Длина яйцеводов различна у разных животных: у коровы 20—25 см; у свиньи 19—35 см; у кролика 9—15 см. Кроме этого, у каждого животного имеются значительные индивидуальные колебания длины яйцеводов, но, как правило, у взрослых рожавших самок яйцеводы длиннее, чем у нерожавших.

В брюшном отделе яйцеводы имеют расширение, образуя раструб, или воронку — ампулу. У некоторых животных образуется сумка (бурза), она очень хорошо выражена у свиньи. В наружном отделе каждый яйцевод переходит в соответствующий рог матки (рис. 10).

Слизистая оболочка яйцевода образует многочисленные и сильно развитые складки. Поверхность этих складок покрыта клетками цилиндрической формы с ресничками. Между этими клетками имеются также железистые клетки. Основа складок состоит из соединительной ткани, в которой проходят сосуды и нервы, а также тонкие мышечные волокна.

Средняя оболочка яйцевода образована двумя слоями глад-

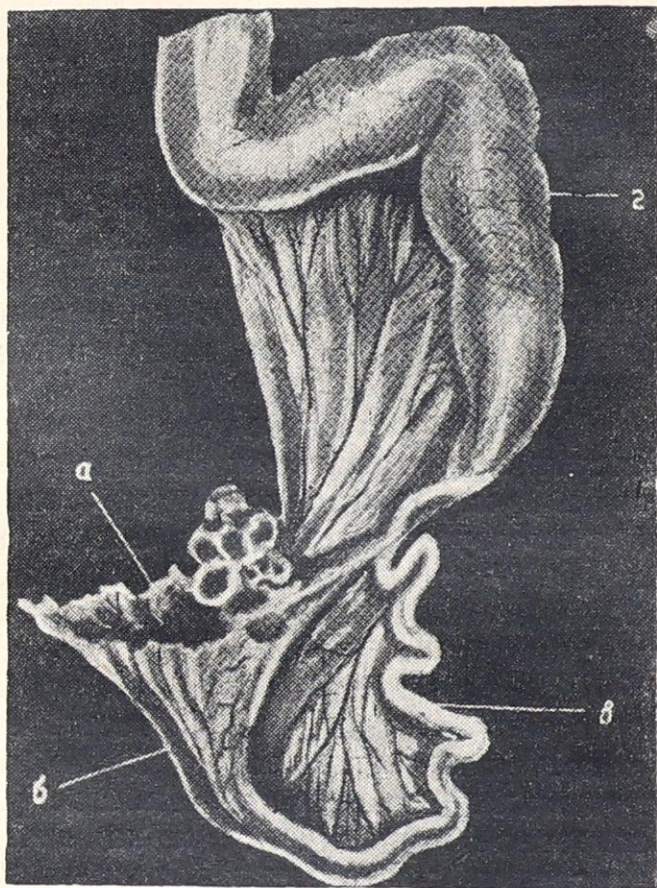


Рис. 10. Яйцевод свиньи: а—фимбрия, б—раструб, в—яйцевод, г—рог матки (по А. В. Квасницкому).

ких мышц. Внутренний слой, циркулярный, окружает трубу, наружный проходит продольно яйцеводу. В связи с этим при сокращении мышц внутреннего слоя уменьшается просвет трубы, а сокращение наружного слоя укорачивает яйцевод. По направлению от яичника к рогам матки толщина мышечных слоев несколько увеличивается.

Наружная оболочка яйцевода образована соединительной тканью связок и покрыта брюшиной.

Матка и влагалище у различных млекопитающих значительно отличаются по своему анатомическому строению. Различают четыре основных типа маток: двойную, двураздельную, двурогую и простую матку.

Анатомические особенности строения матки, шейки матки и влагалища у разных животных можно представить только в связи со строением мужского полового аппарата у самцов того же вида и физиологией осеменения. Эти данные изложены в работах Всесоюзного института животноводства и положены в основу способов искусственного осеменения. Доказано (В. К. Милованов), что у животных имеется два типа естественного осеменения: маточный и влагалищный. Эти типы различаются по месту попадания спермы при спаривании.

При маточном типе осеменения (у свиньи, лошади, собаки) сперма при спаривании попадает в цервикальный канал. У свиньи влагалище узкое, постепенно переходит в шейку матки, и при спаривании головка пениса проникает в цервикальный канал. У кобыл влагалище широкое, но в связи с особенностями эрекции, эякулят (семенная жидкость) нагнетается в расширенный во время течки цервикальный канал.

При влагалищном типе осеменения при спаривании сперма попадает во влагалище и рассеивается по его длине. Этот тип осеменения имеет место у коров, овец, коз, кроликов. У этих животных влагалище объемистое: узкое в задней части и расширенное в передней, шейка матки хорошо отграничена от влагалища, толстостенная, с узким каналом. Ее слизистая имеет много поперечных складок. Эпителий выделяет густую слизь.

Слизистая оболочка матки покрыта цилиндрическим эпителием, имеющим в известные функциональные периоды мерцательные волоски. Часть клеток, лишенных волосков, выделяет слизисто-серозный секрет. Обычно эпителий матки однослойный, но у некоторых животных (свиньи, жвачные) между основными клетками включается новый ряд, что дало повод у упомянутых животных эпителий матки считать многослойным.

Многочисленные углубления слизистой покрыты таким же эпителием, как и остальная внутренняя поверхность матки. Эти углубления слизистой являются маточными железами. Маточные железы значительно варьируют у разных видов

животных и находятся в зависимости от физиологического состояния матки (рис. 11).

У жвачных животных слизистая матки имеет особые возвышения—карункулы. Соединительнотканная основа в этих местах утолщена, лишена желез, но богата кровеносными сосудами. Сюда входят из среднего слоя гладкие мышечные волокна. При беременности карункулы разрастаются и выдаются на поверхности слизистой матки.

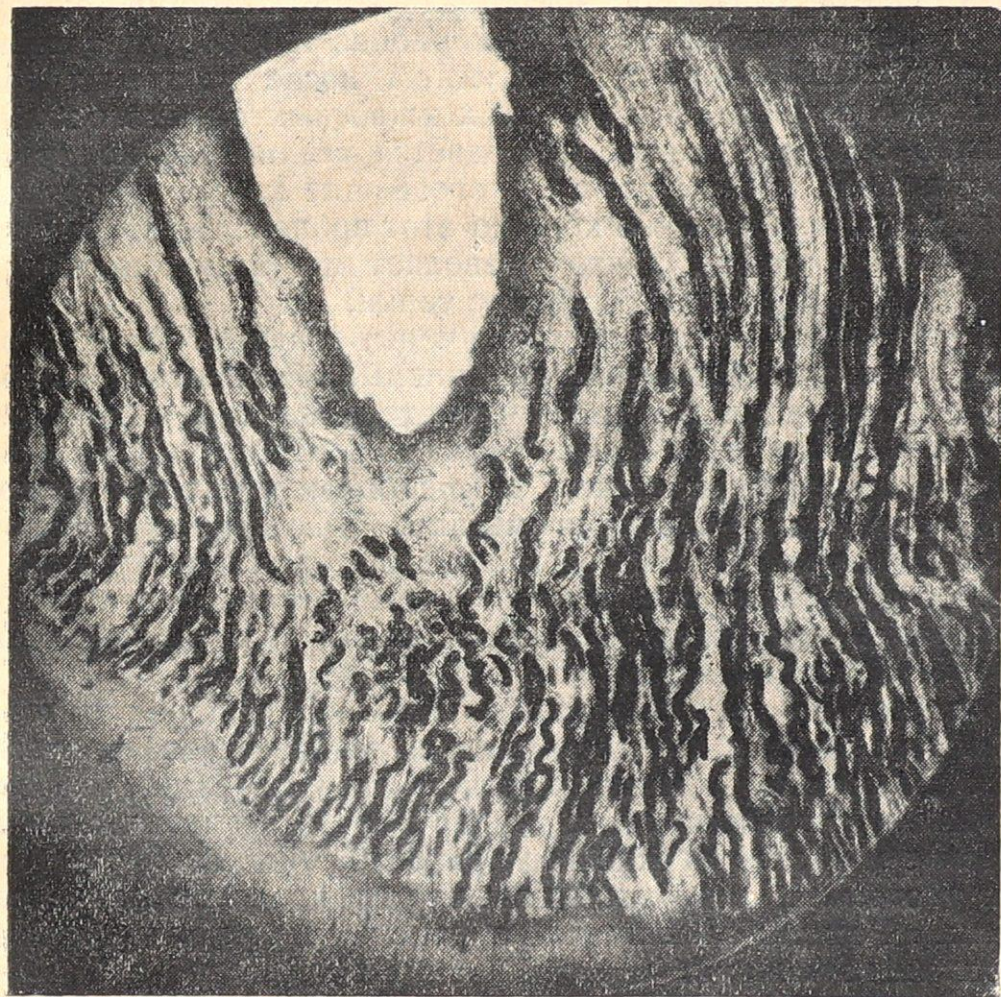


Рис. 11. Железы слизистой оболочки рога матки коровы.

Мышечная оболочка матки имеет два основных слоя: внутренний—циркулярный и наружный—продольный. Одновременно нужно отметить, что распределение мышечных слоев в матке животных, особенно на месте слияния рогов, изменяется, так как некоторые отдельные пучки принимают здесь косое направление. Кроме этого, мышечные волокна связок вступают в сложные взаимоотношения с основными слоями мышц.

Между наружным и внутренним слоем мышц в соедини-

тельнотканной прослойке проходят кровеносные сосуды, образуя сосудистый слой.

Серозная (наружная, обращенная в полость брюшины) оболочка матки построена по типу брюшины и имеет весьма сложное строение. Во время беременности серозная оболочка утолщается за счет развития всех соединительнотканых слоев.

В строении влагалища различают три оболочки: слизистую, мышечную и наружную соединительнотканную — адвентицию. Слизистая оболочка образует продольные складки, не имеет желез. Одета слизистая эпителиальными клетками, которые изменяются с возрастом. У эмбрионов коров однослойный цилиндрический эпителий влагалища после рождения заменяется многослойным. У взрослых животных он многослойный плоский. В период течки наблюдается увеличение количества слоев, причем поверхностные ороговевшие клетки отторгаются в виде чешуек. Особенно хорошо этот процесс выражен у грызунов (мышь, кролик), что позволяет по мазку, взятому из влагалища, определить состояние течки.

Нервы матки и влагалища изучены, главным образом, русскими учеными (Разумовский, Синицын, Лаврентьев, Колосов и др.). В матку входят как чувствительные, так и двигательные нервные волокна. Нервы сначала идут по соединительнотканым прослойкам между мышечными пучками, сопровождая сосуды и иннервируя мышцы. В слизистой оболочке нервы образуют окончания в виде пучков или гроздей на клетках желез; другие волокна образуют чувствительные и двигательные окончания в мышцах матки и особые окончания в слизистой шейке матки и во влагалище.

В настоящее время работами, выполненными под руководством академика К. М. Быкова на основе физиологических опытов, доказано наличие в матке и во влагалище нервных окончаний, воспринимающих температурные, механические, химические и электрические раздражения. При этих раздражениях у опытных животных изменяются кровяное давление и дыхание. Реакция изменяется на фоне насыщенности организма половыми гормонами.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

С наступлением половой зрелости у самок домашних животных появляется „течка“, выраженная в проявлении „охоты“. В этот период самка подпускает к себе самца и способна к зачатию. Продолжительность периода течки различна у разных видов животных, а также подвержена индивидуальным колебаниям и протекает от одного до нескольких дней.

При отсутствии беременности течка у самок возобновляется через определенный промежуток времени. Период от прояв-

ления одной течки до следующей принято называть половым, или эстральным, циклом.

Необходимо отметить, что понятия „течка“ и „охота“, укоренившиеся в практике, не дают полной характеристики тех сложных физиологических процессов, которые протекают в этот период в организме самки.

Профессор А. П. Студенцов, правильно критикуя сложившиеся представления о понятии „половой цикл“, различает в нем три стадии: возбуждения, торможения и уравнивания.

Стадия возбуждения рассматривается как период яркого проявления сексуальных (половых) процессов. Она характеризуется общим возбуждением самки, готовностью принять самца, наличием признаков течки, созреванием фолликулов в яичниках и овуляцией.

Стадия торможения наступает после стадии возбуждения и характеризуется признаками, противоположными признакам в стадии возбуждения. Самка успокаивается, отгоняет (отбивает) самца. Половые органы самки бледнеют, прекращается истечение слизи.

Стадия уравнивания — это период ослабления половых процессов, наступающий после стадии торможения. Период продолжается до начала стадии возбуждения.

Циклические изменения в организме самки надо рассматривать в свете периодических изменений физиологических функций в организме. Изучение этих ритмов позволяет говорить о их сложнорефлекторном механизме, о регулирующем значении центральной нервной системы, о значении условий внешней среды.

На течение и смену половых циклов, несомненно, оказывают большое влияние общие внешние условия. У одного и того же вида животных половой цикл изменяется в зависимости от климата, питания и условий содержания. Известно, что многие дикие животные, попадая в неволю, теряют способность к размножению, у некоторых изменяется характер цикла. У домашних животных цикл протекает иначе, чем у близких к ним диких видов. Так, дикие свиньи приходят в течку один раз в году (моноэстричны), а домашние свиньи приходят в течку периодически через 18—20 дней (полиэстричны).

Процессы, протекающие в половой системе диких животных, связаны с условиями их жизни и воспроизводством потомства. С наступлением половой зрелости самки в определенное время года приходят в состояние течки, допускают самца. В нормальных условиях у них наступает беременность, длящаяся у разных животных различное время и заканчивающаяся родами, затем наступает период лактации и воспитания молодняка. Наступление следующего периода течки и последующей беременности определяется также общими условиями

жизни и воспроизводством потомства. Некоторые звери в теплое время года приносят приплод 2—3 раза, причем плодовитость этих зверей зависит от климатических условий и обеспеченности пищей.

Размножение домашних животных регулируется хозяйственными мероприятиями. Молодняк идет в случку при достижении не только половой, но и общей зрелости. Случку взрослых животных проводят по определенному плану, приурочивая выход молодняка к периодам, благоприятным для его содержания и воспитания. Часть поголовья идет на откорм. Эти мероприятия можно рассматривать как управление процессом размножения сельскохозяйственных животных.

Продуктивность хозяйства теснейшим образом связана с этим управлением. Одновременно нужно отметить, что многое еще не учитывается правилами зоотехнии и остается невыясненным.

Уже в эмбриональный период, а тем более в период роста и созревания организма, внешние условия оказывают огромное влияние на формирование всего организма животных, на проявление половых рефлексов и, в частности, на развитие половой системы.

Исследования, проведенные в свете передовой мичуринской биологии, указывают, что подбор пар производителей отражается на развитии пола. Это выражается в различном соотношении числа рождающихся самцов и самок.

Неправильные условия содержания молодняка — недостаточное и неполноценное питание, а также перекорм — влекут за собой ненормальности в развитии всего организма и в дальнейшем отражаются на плодовитости животного. Несомненно, совместное или раздельное содержание самцов и самок должно отражаться на времени наступления половой зрелости и проявлении половых рефлексов. Условия содержания резко отражаются и на половой деятельности взрослых животных. Как известно, голодание вызывает изменения в половой системе, которые зачастую носят стойкий характер, вызывают бесплодие или уменьшают плодовитость животных.

Одновременно, как показывает опыт передовиков сельского хозяйства, путем изменения условий содержания животных можно добиться у них высокой половой продуктивности.

Изучение периодических изменений, происходящих в половой системе самок, основано главным образом на последовательных анатомических исследованиях полового аппарата животных, убитых в различных стадиях полового цикла.

Методы прижизненного исследования состояния половой системы (яичников, труб) еще недостаточно хорошо разработаны и позволяют производить систематические наблюдения только в течение сравнительно короткого времени. Профессор А. В. Немиллов предложил проводить наблюдения за состоянием яични-

ков через „окно“ в брюшную полость. Такой опыт был произведен на кошках. При повторении опыта на овцах (А. А. Алиханов, 1950 г.) оказалось возможным наблюдать только в течение первых дней после операции, так как воспаление и разрастание соединительной ткани препятствовали наблюдению.

Кроме этого, следует отметить, что для разрешения ряда вопросов, касающихся состояния половых органов, только их осмотра часто недостаточно и требуются специальные микроскопические исследования.

Особое место занимает ректальный метод, позволяющий у коровы и лошади прощупать через прямую кишку состояние яичников, определить наличие в них фолликулов или желтого тела, а также исследовать матку и распознать ранние стадии беременности. Этот метод, детально разработанный для лошадей Х. И. Животковым, а для коров В. К. Кедровым, нашел широкое применение в ветеринарной и зоотехнической практике.

В половом цикле домашних животных на основе морфологического изучения принято различать четыре основных периода: межтечковый период, предтечковый период, течку, послетечковый период.

Каждый из указанных периодов характеризуется определенными функциональными изменениями, происходящими в половой системе. Эти изменения настолько характерны, что при внимательном осмотре и исследовании половых органов позволяют почти безошибочно определить фазу полового цикла.

Как пример, приведем некоторые данные об изменениях в половой системе свиньи. Эти материалы основаны на собственных наблюдениях автора и на литературных источниках.

Свинья представляет особый интерес, т. к. в сравнительно-анатомическом отношении ее половой аппарат развит более, чем у других парнокопытных. Это своеобразие полового аппарата, объяснимое многоплодностью животного, особенно резко выявляется в строении яичников и матки. Достаточно указать, что в яичниках свиньи одновременно созревает и овулирует до 20 фолликулов и больше. Академик Н. М. Кулагин упоминает о случае, когда при вскрытии супоросной матки им было обнаружено 43 эмбриона.

Размеры матки также весьма показательны. По данным анатомии, матка взрослой свиньи имеет неразделенную часть длиной 23—25 см и разделенную — рога длиной 100—200 см (А. Ф. Климов и А. Г. Акаевский).

Согласно многочисленным исследованиям продолжительность полового цикла у свиньи варьирует в пределах от 18 до 25 дней. Обычно он длится 19—21 день.

Свинья способна к оплодотворению в течение всего года. Однако, по наблюдениям профессора П. Н. Кудрявцева, охота у свиней более ярко выражена весной, и в это время она

продолжается дольше. Это явление автор связывает со стимулирующим влиянием тепла и света.

Наступление половой зрелости, появление первой течки в условиях нормального содержания и кормления обычно происходит у свинок 5—6 месяцев. Однако, по указаниям зоотехнии, к оплодотворению допускаются подсвинки в возрасте не менее 10 месяцев при условии хорошего развития. К этому времени свиньи обычно достигают общей физиологической зрелости и у них устанавливается регулярный половой цикл.

В межтечковом периоде, продолжительность которого равна 8—10 дням, свиньи обычно находятся в стадии уравнивания (относительного полового покоя). Они не допускают к себе хряка, а хряк, обнюхивая свинью, не проявляет половых рефлексов.

Исследование половой системы в этот период устанавливает следующую картину.

Яичники свиньи бугристы. В них выделяются большие—1—1,1 см в диаметре—желтые тела и небольшие фолликулы диаметром до 0,5 см.

Количество желтых тел и фолликулов значительно варьирует, причем у молодых нерожавших свинок их обычно значительно меньше, чем у многорожавших маток. Важно исследование желтых тел. На разрезе каждое желтое тело представляет плотное образование, заполненное железистой тканью, причем внутри имеется небольшой, более рыхлый участок из соединительной ткани. Волокнистая соединительная ткань окружает все желтое тело, на поверхности которого выделяется небольшой заросший рубчик—место бывшего разрыва фолликула. Под микроскопом можно установить, что желтое тело построено из многогранных лютеиновых клеток, между которыми располагаются соединительнотканые тяжи волокон и проходят кровеносные сосуды. Кроме лютеиновых клеток, здесь же имеются многогранные клетки несколько меньшего размера—текальные клетки. Лютеиновые клетки представляют собой измененные клетки внутренней оболочки фолликула (фолликулярного эпителия); текальные клетки являются производными средней оболочки фолликула. Как в лютеиновых, так и в текальных клетках при специальных исследованиях обнаруживаются в виде капелек жироподобные вещества (липоиды).

Эту структуру желтых тел ни в коей мере нельзя считать стабильной даже на короткое время. Из дня в день в желтых телах происходят сложные изменения, проследить которые весьма трудно. Тем не менее, учитывая распределение липоидов, можно отметить, что процесс перестройки в желтых телах направлен от периферии к центру. Липоиды находятся то в лютеиновых, то в текальных клетках, но состояние всех желтых тел в яичнике одинаково. К концу межтеч-

кового периода текальные клетки всегда бывают наполнены крупными капельками жира.

Рога матки свиньи в межтечковом периоде извилисты, дряблы. Их слизистая покрыта цилиндрическим эпителием.

Период предтечки при осмотре яичников характеризуется процессом обратного развития желтых тел и ростом фолликулов. Процесс обратного развития желтых тел в яичниках свиньи начинается внезапно и протекает быстро.

Первые структурные изменения в желтых телах обычно начинаются на 15—16 день после течки. В течение 2—3 дней размер желтых тел уменьшается до 0,6—0,5 см в диаметре. Исследуя под микроскопом желтые тела, можно отметить, что в начальной стадии обратного развития некоторые лютеиновые клетки уменьшаются в объеме и сморщиваются. В связи с этим на препаратах более резко выступает соединительнотканная основа желтых тел. Текальные клетки еще хорошо сохранены. Процесс обратного развития желтых тел начинается с периферии и, прогрессируя, направляется к центру. В этом начальном периоде обратного развития желтые тела сравнительно бедны липоидами. Специальная окраска показывает, что жир располагается, главным образом, в текальных клетках и только в очень немногих лютеиновых клетках в виде более крупных капель.

В дальнейшем лютеиновые клетки продолжают исчезать и рассасываться. Желтые тела значительно уменьшаются в объеме, причем в них дольше сохраняются текальные клетки, соединительнотканные тяжи и кровеносные сосуды.

Ко времени новой овуляции объем желтых тел уменьшается до 0,5 см в диаметре. Они представляются уплотненными образованиями, ограниченными от стромы яичника соединительнотканной оболочкой. Подобные желтые тела часто сдавливаются растущими фолликулами и принимают несколько изогнутую или сплюснутую форму. К концу второго полового цикла они, сливаясь с основой яичника, совершенно исчезают.

Одновременно с процессом обратного развития желтых тел в яичниках происходит рост фолликулов. Наиболее интенсивно этот рост начинается тогда, когда происходит исчезновение лютеиновых клеток в желтых телах. В это время в яичниках обычно выделяется группа фолликулов, от 10 до 20 в каждом, которые быстро нарастают в объеме за счет увеличения полости и клеточных масс, входящих в строение стенки фолликула. Многие клетки как фолликулярного эпителия, так и соединительнотканной оболочки делятся.

В указанное время в яичниках, кроме растущих фолликулов, попадаются пузырьки, находящиеся в состоянии атрезии (гибели), но их меньше, чем в следующей стадии, после овуляции.

Одновременно наблюдаются изменения во всем половом тракте. Рога матки уплотняются, становятся отечными. В сли-

зистой расширяются кровеносные сосуды и разрастаются железы.

Период течки характеризуется половым возбуждением животного и готовностью принять самца.

Период охоты у свиньи охватывает следующие процессы в яичниках: окончательный рост и развитие фолликулов, овуляцию и раннюю стадию образования желтых тел.

Внешне яичники варьируют в размерах в зависимости от числа фолликулов и желтых тел, а также степени развития стромы. Однако взаимоотношение величин диаметров граафовых пузырьков и желтых тел указывает на значительную однородность картины.

В яичниках имеются большие (0,9—1 см в диаметре) зрелые фолликулы, а желтые тела с диаметром 0,3—0,4 см находятся в стадии обратного развития.

В этот период охоты заканчивается рост и дифференцировка группы фолликулов, которые должны овулировать в ближайшие же часы.

Исследуя фолликулы, мы при помощи специального прибора определяли степень сопротивляемости их давлению извне. Оказалось, что во время течки граафовы пузырьки в яичниках одних свиней выдерживают, не разрываясь, давление, равное 350—400 г; фолликулы такой же величины в яичниках других свиней разрываются от малейшего прикосновения или давления в 50 г. Естественно предположить, что последние находятся в стадии, весьма близкой к моменту разрыва.

На основании данных о различной сопротивляемости стенки фолликула давлению в процессе дифференцировки зрелого фолликула можно выделить „предовуляционную стадию“, которая имеет, как показало наше дальнейшее микроскопическое исследование, свои характерные особенности.

Зрелые фолликулы в начальной стадии течки построены следующим образом. Выступающая на поверхности яичника истонченная и прозрачная часть фолликула покрыта уплощенными многогранными клетками, которые особенно хорошо видны на плоскостных препаратах (при рассмотрении пленки). Под эпителиальным покровом располагаются соединительнотканые оболочки: белочная оболочка яичника и волокнистая фолликула. Затем следуют средняя оболочка фолликула, содержащая кровеносные сосуды, и многогранные или слегка вытянутые текальные клетки. Внутренняя оболочка представлена фолликулярным эпителием, состоящим из 10—12 слоев клеток.

Разрывая при помощи иглы стенку подобного фолликула, можно видеть, что вместе с фолликулярной жидкостью из полости выбрасывается зрелая яйцевая клетка, окруженная фолликулярными клетками. Все вышеизложенное о строении фолликула характеризует его как вполне зрелое образование.

Однако такие фолликулы при испытании все же выдерживают, не разрываясь, значительное давление, равное 300—350 г.

Последующая стадия развития фолликула характеризуется нами как „предовуляционная“. В этой стадии фолликулы разрываются от прикосновения или при небольшом давлении (50—100 г).

Рассматривая яичники, содержащие фолликулы в указанной стадии, можно отметить сильную гиперемию (расширение кровеносных сосудов) как коркового, так и мякотного вещества.

В строении зрелых фолликулов заметны резкие изменения. При осмотре в лупу в стенке зрелых фолликулов выделяется совершенно прозрачный и лишенный сосудов участок, расположенный иногда в центре, иногда сбоку выпуклости. Расслаивая эту часть стенки фолликула, можно видеть, что она построена из перекрещивающихся волокон соединительной ткани. Оболочка фолликула истончена, а фолликулярный эпителий отсутствует. В остальных участках фолликула оболочка собрана в складки, причем в средней оболочке всюду кровеносные сосуды расширены.

Изменения в строении стенки фолликула в этой предовуляционной стадии можно объяснить резкой гиперемией кровеносных сосудов. Расширяясь, кровеносные сосуды собирают в складки среднюю оболочку, которая тянет за собой фолликулярный эпителий, обнажая в верхней части фолликула место разрыва.

Фолликулы, имеющие указанное строение, разрываются от незначительного давления. Прилагаемая схема (рис. 12) иллюстрирует изменения в стенке фолликула, происходящие перед овуляцией.

Овуляция у свиньи происходит примерно через 20—30 ча-

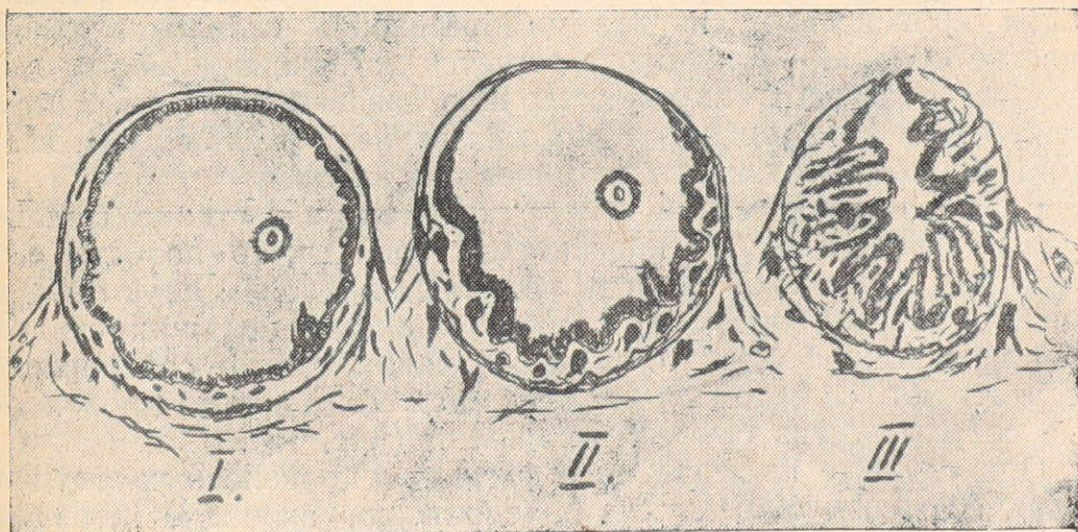


Рис. 12. Схема овуляции: I—зрелый фолликул, II—фолликул в „предовуляционной“ стадии, III—овулировавший фолликул.

сов от начала охоты. Определить точно момент разрыва трудно. Неразрешенным является также вопрос, разрываются ли все фолликулы одновременно или овуляция длится несколько часов. (А. В. Квасницкий считает, что овуляция длится у свиньи 10—15 часов.)

Сроки овуляции у свиньи несомненно могут варьировать, причем покрытие особенно молодых животных должно рассматриваться как сильный раздражитель нервной системы, отражающийся на овуляции и ее сроках. Опыты, проведенные в Ленинградском сельскохозяйственном институте, показали, что при спаривании у свиней ускоряется наступление овуляции (Р. Н. Петракова).

В результате микроскопического исследования установлено, что обычно все нормальные фолликулы или образующиеся желтые тела в яичнике свиньи находятся на одной и той же стадии развития. Это склоняет нас к предположению, что овуляция во всех фолликулах происходит в сравнительно короткий промежуток времени. Неовулировавшие фолликулы, при наличии разорвавшихся, при микроскопическом исследовании оказываются измененными, атретическими.

Тот факт, что фолликулы в период течки изменяют свое строение и соответственно этому разрываются от различного давления, указывает на зависимость наступления овуляции от целого ряда причин, подготавливающих фолликулы к разрыву и вызывающих их разрыв.

Существенным моментом в процессе разрыва фолликулов, несомненно, является гиперемия яичников. Фолликул оплетен, как корзинка, сетью кровеносных сосудов. Сосуды широкопетлисты в наружной оболочке и узкопетлисты в средней. В зрелом фолликуле первым подготовительным моментом к разрыву его является сдвиг оболочек. Вследствие расширения кровеносных сосудов и образования складок в одном участке оболочки фолликула остается истонченное место, где отсутствует тургор (внутриклеточное давление) клеток. В этом участке обычно происходит разрыв, вернее, расхождение взаимно перекрещивающихся истонченных волокон.

Если в период резкой гиперемии яичника в стенке фолликула произошел разрыв кровеносных сосудов, то полость его наполняется кровью. Степень подобных кровоизлияний бывает различна: от незначительных пристеночных до больших, сильно расширяющих фолликул. Кровоизлияния часто совершенно отсутствуют. Однако в разорвавшемся фолликуле кровеносные сосуды всегда бывают расширены (рис. 13).

Приведенные наблюдения о состоянии кровеносных сосудов перед разрывом фолликулов подчеркивают значение нервной системы в процессе овуляции.

После овуляции на месте разорвавшихся фолликулов происходит быстрое развитие желтых тел.

Во время течки весь половой аппарат свиньи бывает резко гиперемирован. Слизистая оболочка разрыхлена и утолщена. При наружном осмотре выявляется гиперемия слизистой наружных половых органов, иногда наблюдается истечение слизи из влагалища.



Рис. 13. Овулировавший фолликул свиньи (расширенные кровеносные сосуды).

Период после течки наступает вскоре после овуляции и характеризуется рядом последовательных изменений в половой системе животного.

В это время в яичниках происходит образование желтых тел, а в матке перестраивается слизистая оболочка, подготавливаясь к восприятию плодного яйца. У свиньи период формирования желтых тел длится 7—8 дней, и начальные фазы развития их можно проследить у животных, убитых в конце охоты и в первые дни после ее окончания.

В овулировавших фолликулах оболочки собраны в складки, причем эти складки отчетливо выступают и в тех случаях, когда вследствие кровоизлияния фолликул наполнен кровью. Внутренняя оболочка после разрыва фолликула хорошо сохраняется и отчетливо отграничивается от средней—текальной. Клетки последней (текальные) увеличиваются и содержат липоиды. Клетки фолликулярного эпителия тоже подвергаются увеличению (гипертрофии), но это менее выражено, чем в текальных клетках.

Если произвести измерения большого количества тех и других клеток и построить диаграмму, то кривые отчетливо показывают, какие изменения происходят в стенке овулировавшего фолликула.

Изучение подобных кривых позволяет выявить раннюю стадию образования желтых тел, так как уже через 1—2 дня появляется заметное резкое увеличение клеток фолликулярного эпителия, а текальные клетки, хотя и увеличиваются в размерах, но меньше (рис. 14).

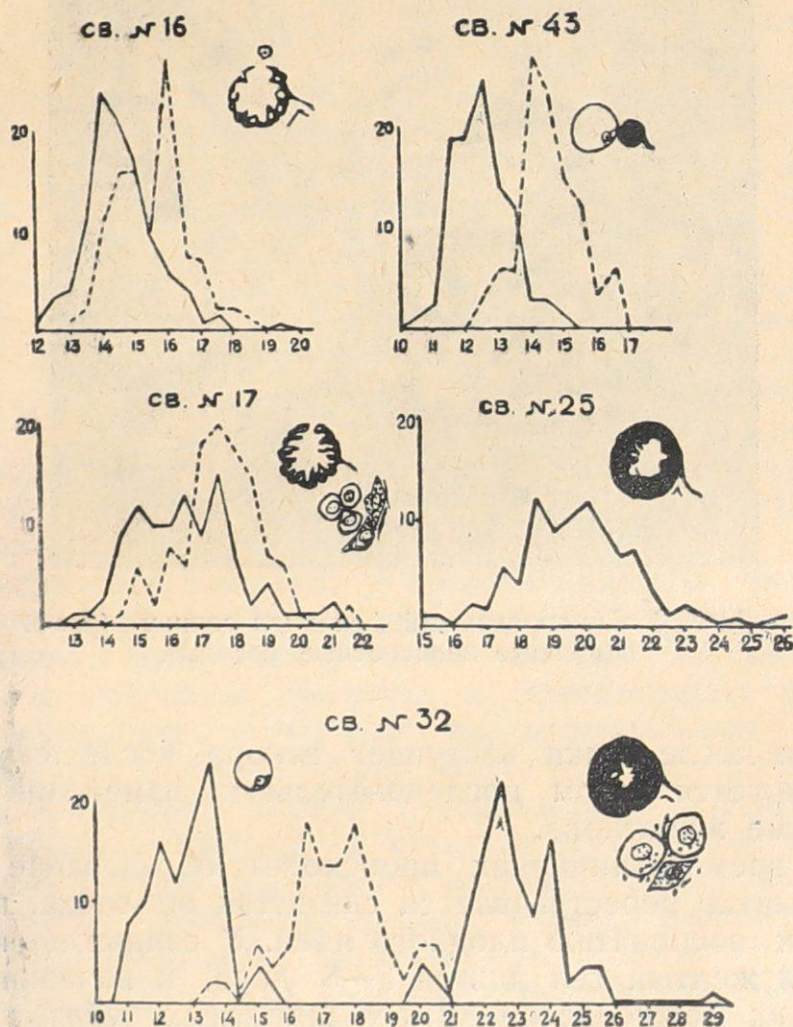


Рис. 14. Вариационные кривые величины ядер клеток фолликулярного эпителия (тонкая черта), текальных клеток (пунктир), лютеиновых клеток (толстая черта) в зрелом фолликуле (св. 43), после овуляции (св. 16) и в разные периоды формирования желтого тела (св. 17, 25, 32).

Через 2 дня после овуляции заметно резкое увеличение объема фолликулярных клеток. Они превращаются в лютеиновые клетки желтого тела. Между лютеиновыми клетками проникают нежные тяжи соединительной ткани, а в последую-

щей стадии развиваются кровеносные сосуды. Одновременно с тяжами соединительной ткани в глубину образования проникают текальные клетки. Однако на микроскопических препаратах оба вида клеток (фолликулярные и текальные) легко различимы. Различие в клетках сохраняется в течение дальнейшего развития желтого тела. Процесс увеличения объема текальных клеток заканчивается раньше, чем фолликулярных. Последние продолжают увеличиваться, превращаясь в типичные лютеиновые клетки. На 6-й день после течки лютеиновые клетки округлены, между ними уже развиты мельчайшие кровеносные сосуды (капилляры). Желтые тела вследствие разрастания клеток и соединительной ткани значительно увеличиваются в объеме. Они достигают размера фолликула и несколько превышают его.

Во время развития желтого тела постепенно изменяется его наружная поверхность. Утолщается соединительнотканная оболочка, а кроме того, закрывается путем образования своеобразного рубчика место разрыва в фолликуле.

В послетечковом периоде, когда происходит формирование желтых тел, яичники свиньи всегда содержат еще старые желтые тела и небольшие фолликулы. Фолликулы в первые дни после течки имеют диаметр 0,2—0,3 см. Некоторые из них находятся в различных стадиях атрезии.

Более крупные фолликулы, диаметром в 0,5 см, появляются к концу периода формирования желтых тел. Однако многие из них также имеют характерные признаки атрезии.

Слизистая матки в этом периоде извилиста и покрыта высоким цилиндрическим эпителием. Среди клеток часто попадаются фигуры деления. Железы в слизистой сильно развиты.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И РАЗВИТИЕ РАННИХ СТАДИЙ ЗАРОДЫШЕЙ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Среди задач, разрешение которых имеет практическое значение, стоят вопросы о времени овуляции, месте оплодотворения и закономерностях перемещения половых клеток в яйцеводах сельскохозяйственных животных.

По этим вопросам наиболее конкретные сведения получены в результате исследований советских ученых в связи с разработкой научных основ и практического применения метода искусственного осеменения в животноводстве.

Изложение соответствующих материалов по физиологии размножения сельскохозяйственных животных требует некоторых пояснений с ссылками на наблюдения и опыты, проведенные на других животных. С этой же целью в текст включены необходимые элементы морфологии и общей эмбриологии.

ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ ДОМАШНИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Изложение данных о строении половых клеток требует освещения некоторых вопросов цитологии (наука о клетке).

Клеточная теория как теория развития дает наглядное доказательство единства строения и развития живых существ.

Однако нельзя забывать о том, что клетка не является единственной органической структурной формой. Современная наука выявила существование неклеточных и доклеточных форм, а также представила доказательства образования клеток из живого вещества (исследования О. Б. Лепешинской).

Название „клетка“ связано с ее открытием и строением у растений. Многие растительные клетки имеют форму, приближающуюся к параллелепипеду, что в известной мере оправдывает название. Форма животных клеток чрезвычайно разнообразна и обусловлена той функцией, которую они выполняют, входя в строение организма.

Большинство клеток невидимо невооруженным глазом и представляет собой микроскопические образования, величина которых измеряется микронами (микрон = 0,001 мм) и колеблется от 5 до 30 микрон. Только некоторые клетки, например, нервные и мышечные, превышают 100 микрон. Наиболее крупными клетками являются яйца рыб, птиц и некоторых других животных.

В сложном организме встречаются различные виды клеток, отличающиеся друг от друга по форме, строению и величине. Размеры клеток не зависят от величины животных. Так, красные кровяные шарики (эритроциты) лошади имеют диаметр 5,6 микрона, а собаки — 7,3 микрона. Это же касается и половых клеток.

Клетка представляет собой весьма сложное образование, в котором можно выделить клеточное тело, клеточное ядро и оболочку.

Клеточное тело имеет сложное строение, оно состоит из протоплазмы (цитоплазмы) и различного рода образований, среди которых выделяют органоиды и включения. Протоплазма является живым белковым веществом полужидкой консистенции. Ее поверхность, уплотняясь, образует оболочку. В протоплазме располагается также и ядро клетки.

Для выяснения строения и функции клеток особое значение имеют наблюдения над живыми объектами (при последующем сопоставлении с теми картинками, которые обнаруживаются на микроскопических препаратах, изготовленных из убитых (фиксированных) и окрашенных клеток.

Указанный анализ необходим по следующим причинам. Прижизненные наблюдения в известной мере ограничены оптическими свойствами элементов, входящих в строение клетки. Вследствие одинакового или близкого показателя преломления

света некоторые структуры не выделяются при прижизненном исследовании. С другой стороны, фиксация и окраска вызывают изменения в клетке и появление структур, которых нет в живых клетках. Применение различных реактивов позволяет выяснить химический состав структуры и лучше их выявить.

Приведем примеры. Протоплазма некоторых клеток содержит животный крахмал (гликоген) в растворенном виде. В живых клетках он не обнаруживается, но после фиксации спиртом и специальной окраски кармином гликоген выявляется в протоплазме в виде глыбок, окрашенных в красный цвет. Глыбки гликогена как структуры отсутствуют в живых клетках и на фиксированных препаратах являются артефактом (результатом обработки). Жировые капельки, встречающиеся в протоплазме клеток, слабо выделяются на живых объектах. После фиксации и специальной окраски они хорошо обнаруживаются. Даже основные элементы клетки, вследствие различия химического состава, резко выделяются после окраски.

Протоплазма красится кислыми красками, ядро — основными. Если краски имеют разный цвет, то в разный цвет окрашиваются протоплазма и ядро (протоплазма розовая, ядро синее или наоборот).

Прижизненные исследования показывают, что протоплазма в клетках, где мало включений, хорошо видна, прозрачна и однородна. Но она может становиться мутной от появления в ней мельчайших зернышек и капелек, которые могут исчезать или давать начало оформленным включениям, являющимся результатом жизнедеятельности клетки. Протоплазма — живое вещество, основным свойством которого является обмен веществ в виде ассимиляции (усвоение поступающих из внешней среды веществ) и диссимиляции (распад веществ).

В зависимости от функций клетки в ее протоплазме обнаруживаются различные включения. В железистых клетках обнаруживаются капли секрета, жировые клетки накапливают жир. Для яйцевой клетки характерны включения зерен желтка.

Кроме этого, в протоплазме клеток выявляются органоиды — образования, выполняющие известные функции в жизнедеятельности клетки. К ним относят хондриосомы, пластиды, внутриклеточный аппарат, центросому и некоторые другие. Они обнаруживаются во всех животных клетках. Функция некоторых из них недостаточно выяснена.

Хондриосомы обнаруживаются в виде нитей, коротких палочек или зерен. Они видны в живых клетках и подвижны. Повидимому, роль хондриосом связана с обменом веществ в клетке.

Пластиды являются, главным образом, органоидами растительных клеток. К ним относятся хлорофилловые зерна, роль которых в образовании крахмала выяснена К. А. Тимирязевым и общеизвестна.

Сетчатый аппарат имеет различный вид. Он представлен в некоторых клетках в виде сеточки, в других—в виде палочек или пузырьков. Советскими учеными выяснено, что сетчатый аппарат участвует в образовании секретных гранул и играет роль в выделительной функции клеток.

Центросома, или клеточный центр, четко обнаруживается во время деления клеток. Центросома состоит из двух мелких зерен (центриолей), окруженных участком плазмы—сферой, имеющей лучистое строение. Центросоме приписывают участие в образовании жгутиков и ресничек, которые имеются у некоторых клеток. В формировании сперматозоида данный органоид также играет роль. Сфера входит в строение головки, а центриоли участвуют в образовании хвоста.

Клеточное ядро лежит в протоплазме и хорошо выделяется при исследовании живых клеток, а также мертвых после фиксации их и окраски. Расположение и форма ядер разнообразны. В шаровидных и многоотросчатых клетках ядра имеют шаровидную или овальную форму и занимают центральное положение в клетке. В вытянутых и веретенообразных клетках ядра имеют палочковидную форму. Чаще клетка содержит одно ядро, однако нередко встречаются двуядерные и многоядерные клетки.

Ядро играет очень большую роль в жизнедеятельности клетки, участвуя в процессе обмена веществ и делении клетки. При делении клеток из веществ, заключенных в ядре, образуются хромосомы, которые после расщепления переходят в разделившиеся клетки. Это послужило основой для лженаучных трактований вопросов наследственности в виде реакционного вейсманизма-морганизма с его положением о бессмертии наследственного вещества. По мнению вейсманистов-морганистов, в ядре должны существовать постоянные структуры, носители наследственности—гены. Многочисленные исследования о строении ядра проведены именно с этих позиций: пытались доказать наличие в ядре постоянных структур.

На фиксированных и окрашенных препаратах в ядрах выявляется тонкая сеточка—остов, в петлях которой заложены глыбки вещества хроматина, окрашивающиеся основными красками. Неокрашивающаяся часть ядра является ядерным соком. Внутри ядра видны ядрышки. Указанные глыбки хроматина морганисты считают постоянными образованиями, из которых формируются хромосомы.

Советскими учеными опровергнуты ложные представления формальных генетиков и установлены важные данные о строении ядра.

В живых клетках ядро выявляется в виде оптически однородного прозрачного пузырька, наполненного ядерным веществом, окруженным оболочкой. Внутри ядра обычно видны только 1—3 небольших округлых тельца-ядрышка. Ядерное

вещество, имеющее жидкую консистенцию, обладает свойством нерастворимости в плазме клетки и с ней не смешивается. По химическому составу это вещество содержит нуклеопро-теиды—сложные белковые соединения из белка и нуклеино-вой кислоты, содержащей в себе фосфорную кислоту.

При фиксации нуклеопро-теиды выпадают, и вследствие этого в ядре выявляются сложные структуры в виде сеточки, содержащей окрашивающееся вещество—хроматин.

Профессор П. В. Макаров показал, что при фиксации кле-ток растворами, которые не осаждают нуклеопро-теиды, ядра в клетках, так же как и прижизненно, являются бесструктур-ными. Одновременно установлено, что при отмирании клетки в ядре происходят изменения в виде выпадения нуклеопро-теидов и тогда ядро выявляет структуру в виде хроматина. При делении клеток из ядерного вещества каждый раз заново образуются хромосомы. Эти данные опровергают основные положения морганизма о постоянстве хромосом.

Клетки размножаются делением. Установлены два способа деления клеток: простое и сложное.

Во время простого деления, или амитоза, происходит сначала перетягивание клеточного ядра, которое разделяется на два ядра. Соответственно этому происходит также перешнуровка и разделение тела клетки. Амитоз описан при делении моло-дых половых клеток.

Во время сложного деления, или митоза, наблюдаются по-следовательные изменения как в ядре, так и в теле клетки. Прилагаемый рисунок 15 иллюстрирует основные этапы этого процесса, происходящего в ядре клетки. Вслед за разделе-нием ядра делится и тело клетки.

Остановиваясь на основных вопросах цитологии, необхо-димо отметить, что при развитии организма увеличение коли-чества клеток может происходить не только при помощи де-ления, но и путем образования клеток из живого вещества. Исследования О. Б. Лепешинской получили широкую извест-ность и опубликованы как в специальной литературе, так и в общедоступных популярных брошюрах. Некоторые данные, непосредственно относящиеся к затронутым проблемам, будут представлены ниже при изложении материалов об оплодотво-рении и дроблении.

Половые клетки—яйцо и сперматозоид, развиваясь в поло-вых железах, при разнообразии строения у разных животных сохраняют основные черты, свойственные другим клеткам. Зрелые половые клетки являются биологически наиболее слож-ными, они дают при определенных условиях начало развитию нового организма. В процессе своего развития в железах пер-вичные половые клетки (овогонии и сперматогонии) претерпе-вают сложные изменения, в результате которых формируются яйцо и сперматозоид.

Различие в строении яйца и сперматозоида теснейшим образом связано с их функцией, причем у разных животных оба вида половых клеток имеют свои особенности структуры.

Эти особенности менее выражены в клетках, находящихся на ранних стадиях развития, и резко выделяются в зрелых клетках.

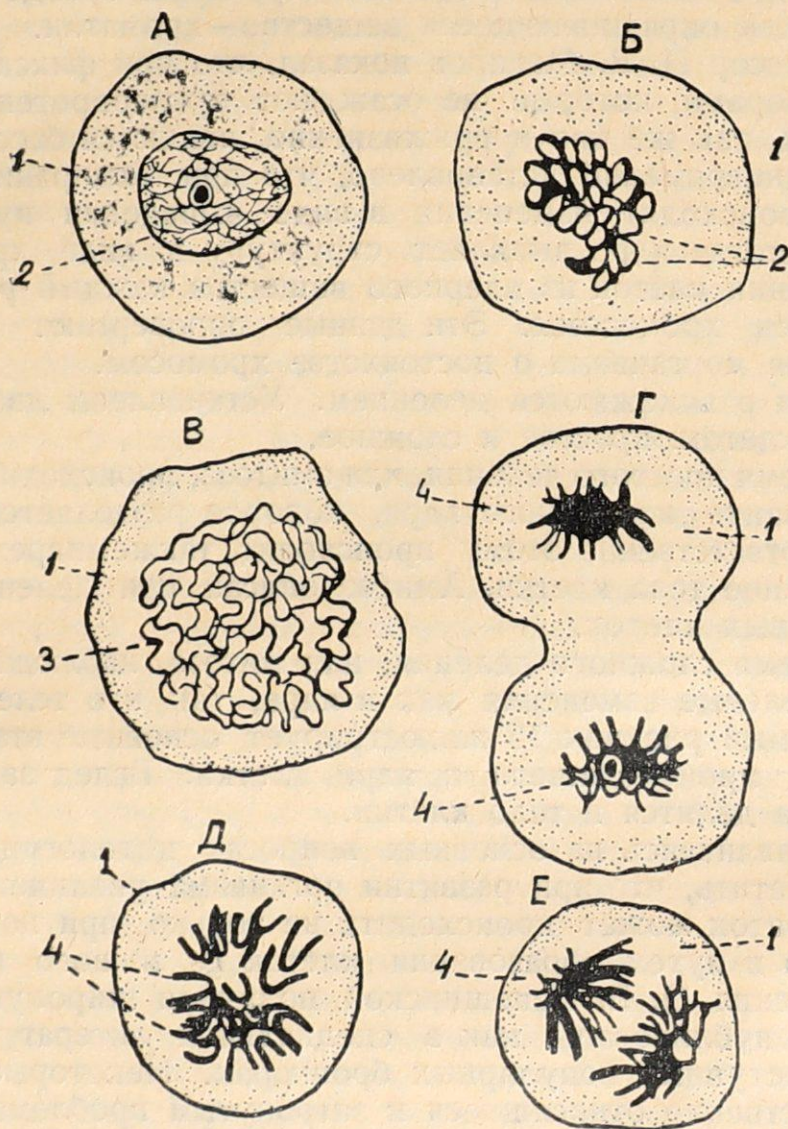


Рис. 15. Непрямое, или кариокINETическое деление. А — неделяющаяся клетка, Б — стадия „плотного клубка“, В — стадия „рыхлого клубка“, Г — стадия „дочерних клубков“, Д — стадия „материнской звезды“, Е — стадия „дочерних звезд“ (1 — протоплазма, 2 — ядро, 3 — хроматин, 4 — хромосомы).

Яйцевые клетки. Первичные яйца в виде овогоний, заложенные в яичниках всех позвоночных животных, представляют собой небольшие клетки шаровидной формы, в которых выделяется ядро, протоплазма, включения и нежная оболочка.

Эти клетки делятся и в дальнейшем, располагаясь в фолликулах, вступают в стадию роста. При этом быстро увеличивается объем клетки за счет накопления веществ в ее протоплазме. Рост клеток происходит до определенного предела, после чего обычно следует процесс созревания яйца в виде следующих друг за другом делений, при которых от яйца отделяются небольшие клетки в виде так называемых направительных телец. При этих делениях основная масса питательных веществ, накопленных клеткой во время стадии роста, остается в яйце. В яйце, имеющем развитую оболочку, остаются также и отделившиеся направительные тельца, которые располагаются на периферии клетки, под ее оболочкой. В процессе овогенеза, во время созревания сперматозоидов, происходит редукционное деление с уменьшением вдвое хроматина ядра.

У одних животных отделение направительных телец начинается в период нахождения яйца в яичниках, у других совершается после овуляции, когда яйцо уже находится в половых путях, причем этот процесс бывает связан с оплодотворением.

Зрелые яйца позвоночных имеют различный размер и строение.

У животных, эмбриональное развитие которых совершается вне организма матери, яйцевые клетки достигают больших размеров за счет накопления в протоплазме питательных веществ, необходимых для развития зародыша. Кроме этого, такие яйцевые клетки имеют сильно развитые вторичные оболочки в виде белка и скорлупы (яйца птиц, пресмыкающихся, икра рыб и земноводных).

У млекопитающих, эмбриональное развитие которых происходит в утробе матери, яйца имеют шаровидную форму и микроскопические размеры. Протоплазма клетки содержит незначительное количество питательных веществ. В яйце выделяются только собственные оболочки. Вторичное наложение белка при прохождении яйца по половым путям наблюдается только у некоторых животных, например, у кролика. Исключение составляют яйца низших яйцекладущих млекопитающих (утконос и ехидна), у которых яйцеклетки большие и имеют плотные оболочки.

Данные о средней величине зрелых яйцевых клеток некоторых млекопитающих приведены в таблице 1.

Таблица 1

Размер (диаметр) яйцевых клеток млекопитающих в микронах

Ехидна	2500 — 3000	Лошадь	135
Сумчатые	140—240	Корова	135—140
Кролик	120—130	Овца	120
Морская свинка	75—85	Коза	140
Мышь	70—75	Свинья	120—140

У домашних сельскохозяйственных животных размер (диаметр) зрелых яиц колеблется в пределах 120—140 микрон.

Более точные данные о размере зрелых, извлеченных из труб яиц сельскохозяйственных животных, приводит А. В. Квасницкий (таблица 2). Указанные измерения проведены на живых яйцах, причем учтен не только диаметр клетки, но и ее объем. Вычисления показали, что размеры зрелых яйцеклеток у одного и того же животного значительно колеблются в объеме. Так, у свиньи объем маленькой яйцевой клетки в 3 раза меньше крупной, у кролика—в 2 раза, а у коровы—в 4 раза. Отмечены также колебания в размерах сперматозоидов. Эти данные позволили автору сделать весьма важный вывод о биологической неравноценности и разнокачественности половых клеток.

Таблица 2

Размер зрелых яйцеклеток сельскохозяйственных животных (диаметр в микронах, объем в миллионах кубических микронов).

Яйцеклетки	Свиньи крупной белой породы		Корова		Кролик фландр	
	диаметр	объем	диаметр	объем	диаметр	объем
Крупные	130	1,15	158	2,06	120	0,90
Средние	108	0,65	125	1,02	107	0,64
Мелкие	92	0,40	95	0,45	92	0,40

Но как определить зрелость яйцевой клетки, находящейся в фолликуле, и выяснить ее способность к оплодотворению?

Величина клетки в известной мере может указывать на ее зрелость. Однако предельной величины яйцеклетки достигают, находясь еще в небольших фолликулах, например, у коровы в фолликулах с диаметром 4—5 мм (зрелый фолликул коровы имеет диаметр 15—18 мм). Важно учитывать не только величину, но и строение клетки.

Зрелые яйцевые клетки можно добыть из яичников путем прокола стенки фолликулов. В этом случае вместе с жидкостью выделяется яйцевая клетка. Кроме этого, после овуляции яйца можно вымыть из труб.

Яйца у сельскохозяйственных животных очень сходны.

Яйцо, извлеченное из зрелого фолликула или добытое из трубы вскоре после овуляции, бывает окружено клетками фолликулярного эпителия, расположенного в несколько рядов. Клетки, примыкающие к оболочке яйца, имеют цилиндрическую форму и образуют венец. За счет деятельности этих клеток формируется наружная оболочка яйца.

Яйцо имеет следующее строение (рис. 16).

Центральная часть яйца образована протоплазмой, в которой обнаруживаются шаровидное ядро и включения в виде желточных зерен. При специальных обработках здесь же обнаруживаются органоиды клетки. Яйцо окружено оболочкой. Между оболочкой и протоплазмой яйца выделяется щелевидное пространство, заполненное жидкостью, называемое околожелточным или перивителлярным пространством. Оно не одинаково выражено у всех клеток и лучше выявляется во время оплодотворения.

Оболочка яйцевой клетки представляет сложное образование. В ней различают три слоя. Наружные два слоя образуются за счет деятельности фолликулярных клеток; внутренний слой, самый тонкий, выделяется поверхностью яйцеклетки.

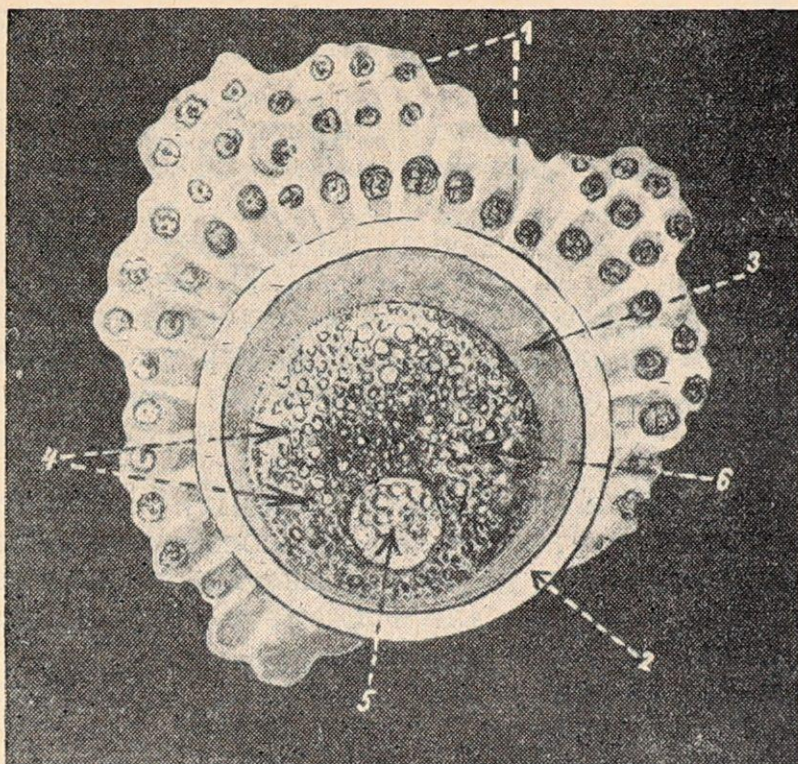


Рис. 16. Схема строения яйцеклетки: 1—клетки лучистого венца, 2—прозрачная оболочка, 3—перивителлярное (околожелточное) пространство, 4—цитоплазма, 5—ядро, 6—желточные зерна (по А. В. Квасницкому).

Степень развития яйцевой оболочки подвержена индивидуальным колебаниям. Отличие в строении и развитии их, как отмечает академик Н. М. Кулагин, объясняется не только возрастом яйца, но и проникновением в яйцеклетку питательных веществ.

А. В. Квасницкий приводит данные о толщине прозрачной оболочки у некоторых домашних животных (табл. 3) и ука-

зывает на ее эластичность и прочность. Разрыв оболочки происходит в тот момент, когда при надавливании на яйцо поверхность оболочки увеличивается на 35—40%.

Таблица 3

Толщина прозрачной оболочки яйцеклеток (в микронах)

Толщина оболочки	Свинья	Овца	Корова	Кролик
Средняя	16,0	12,0	13,0	20,0
Наибольшая	28,0	15,0	21,0	38,0
Наименьшая	6,0	6,5	6,0	12,0

Яйца описанного строения могут быть отнесены к зрелым, причем для изучения состояния яйца имеет значение отделение направительных телец.

Яйцевые клетки, располагающиеся в крупных фолликулах яичников домашних животных, являются зрелыми образованиями.

Практически важно, что работами последнего времени (А. И. Лопырин, Н. В. Логинова, П. Л. Карпов, А. В. Квасницкий) установлена возможность оплодотворения яйцеклеток, добытых путем прокола крупных фолликулов из яичников овец и кроликов. При трансплантации (перенесении) этих яиц в яйцеводы самки наблюдалось законченное развитие плодов.

Яйцевые клетки позвоночных животных, имеющие хорошо выраженную оболочку, не обладают способностью к самостоятельным перемещениям. Передвижение яиц по половым путям у млекопитающих происходит вследствие сокращений яйцеводов. Эти данные будут изложены ниже.

Внутреннее содержимое яйцевой клетки — протоплазма и ядро находятся в движении. Наблюдая живые яйцевые клетки, можно видеть перемещение ядра и зерен желтка в протоплазме клетки.

Яйцевые клетки, как и всякие другие, обладают раздражимостью.

Отмечена чувствительность яйцевых клеток к колебаниям температуры окружающей среды. У млекопитающих развитие и обмен веществ яйцевых клеток совершаются при определенной температуре тела животного. Опытами с непосредственным воздействием на яичники и половые клетки доказано, что уже при незначительном повышении температуры яйцевые клетки погибают. Длительный перегрев сказывается на всем организме животного, причем наблюдается гибель яйцевых клеток в яичниках. Эти данные имеют практическое значение для животноводческой практики и указывают на необходимость защиты

животных от чрезмерных перегреваний во время летней жары. Перегревание может повлечь как снижение плодовитости животного, так и бесплодие.

Исследования о непосредственном действии различных химических веществ и механических факторов на яйцевые клетки будут нами рассмотрены в главе, посвященной оплодотворению.

Сперматозоиды. Основные данные о развитии мужских половых клеток были изложены выше при описании семенников. Здесь мы остановимся на некоторых особенностях строения и физиологических свойствах сперматозоидов сельскохозяйственных животных.

Зрелые сперматозоиды сельскохозяйственных животных имеют некоторые общие черты строения, но отличаются по величине, форме головки, тела и хвоста.

Схема строения сперматозоида изображена на рис. 3. Данные о развитии сперматозоидов показывают, что они являются весьма сложно построенными клетками, в которых обнаруживаются ядро, протоплазма, оболочка и органоиды.

Головка сперматозоида содержит ядро в виде плотного комка, богатого хроматином.

В последнее время П. В. Макаровым доказано, что в головках сперматозоидов нет готовых хромосом, хроматиновый материал в них находится в коллоидно-дисперсном состоянии, хромосомы заново образуются в сперматозоидах после оплодотворения. Передний отдел головки на $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ покрыт чехликом. На переднем конце этот чехлик имеет режущий, иногда изогнутый край — перфораторий. Задний отдел головки на месте перехода в тело имеет шейку.

Шейка представляет наиболее подвижную часть сперматозоида. В ней различают два узелка и промежуточную массу. Шейка образована за счет клеточного центра, а узелки соответствуют центриолям клетки.

Хвост включает три отдела: связывающий, главный и концевой. Вдоль всего хвоста проходит осевая нить в виде упругого стержня, укрепляющегося в заднем узелке шейки. Осевая нить в связывающем отделе покрыта протоплазмой. Здесь же располагается органоид — хондриом. В главном отделе стержень хвоста одет протоплазмой, содержащей незначительное количество гликогена. Концевой отдел образован нитью.

На поверхности сперматозоидов обнаруживается тончайшая пленка — оболочка. Кроме этой оболочки, которая появляется при развитии сперматозоидов, они во время прохождения по каналу обволакиваются еще липоидным веществом, наслаивающимся на пленку.

Общие данные о размерах сперматозоидов позвоночных животных приведены в таблице 4.

Размер сперматозоидов некоторых животных (в микронах)

Вид животного	Длина головки	Общая длина	Объем в куб. микронах
Кролик	7,6 (от 5,3 до 9,7)	52 (от 35 до 62)	52 (от 34 до 80)
Жеребец	6,9 (от 5,6 до 8,4)	56 (от 51 до 63)	58,4 (от 33 до 101)
Бычок	10,5 (от 7,0 до 12,7)	70 (от 61 до 78)	95 (от 58 до 132)
Баран	4—5	55—60	
Хряк	8,6 (от 7,2 до 10,2)	50 (от 37 до 62)	125 (от 65 до 215)

Сперматозоиды сельскохозяйственных животных имеют небольшую головку и длинный хвост. У сперматозоидов лошади и собаки головка овальной формы, у быка — грушевидной, у хряка — бочкообразной.

Всперме одного и того же животного размер сперматозоидов значительно колеблется, причем длина как головки, так и всего сперматозоида малопоказательна. В связи с этим А. В. Квасницкий произвел массовые измерения объема сперматозоидов (эти данные включены в табл. 4).

Из таблицы видно, что у быка сперматозоиды имеют наибольшую общую длину и наиболее длинную головку, но объем их меньше, чем сперматозоидов хряка. Самые маленькие по объему сперматозоиды у кролика.

Приведенные данные важны при учете соотношений объемов сперматозоидов и яйцевых клеток, величина которых тоже варьирует. А. В. Квасницкий приводит эти соотношения. У свиньи соотношение объема сперматозоида и яйцевой клетки колеблется в пределах от 1:900 до 1:21 000, т. е. масса яйца может быть больше массы сперматозоида в 900—21 000 раз. У кроликов это соотношение выражено в цифрах: от 1:6000 до 1:28 000. Эти данные необходимо учитывать при анализе процесса оплодотворения.

Сперматозоиды обладают способностью к самостоятельному передвижению. Движение осуществляется при помощи сокращений хвоста, причем у животных с внутренним оплодотворением движение сперматозоидов прямолинейное, направленное против тока жидкости.

Скорость движения сперматозоидов сильно варьирует в зависимости от вида животного, а также от состояния сперматозоидов и условий среды. Таблица 5 дает общее представление о скорости движения сперматозоидов у разных животных (В. К. Милованов).

Скорость движения сперматозоидов (мм в 1 мин.)

Животное	Скорость движения сперматозоидов	Животное	Скорость движения сперматозоидов
Петух	1,02	Морская свинка .	3,60
Голубь	1,20	Бык	4,02
Кролик	1,1—2,0	Жеребец	5,22
Собака	2,58	Баран	1,9—15,4
			Среднее —4,6

ОВУЛЯЦИЯ

Современная наука выяснила, что овуляция совершается во время полового возбуждения—„течки“, причем у одних сельскохозяйственных животных происходит в середине периода „охоты“, у других в самом его конце.

Вышедшие из фолликулов яйцеклетки вскоре теряют способность к оплодотворению, и поэтому только своевременная случка или искусственное осеменение обеспечивают зачатие.

Наступление овуляции зависит от целого ряда еще мало изученных факторов (возраст животного, упитанность, условия содержания и др.) и при обычных условиях содержания определяется в средних цифрах на основании данных о лучших результатах осеменения для каждого вида животных.

В опытах срок овуляции устанавливается на основании данных, полученных при осмотре яичников у оперированных или убитых животных в различные часы от начала течки.

Наблюдения над последовательными изменениями в яичниках на одном животном, как об этом сообщалось выше, не удаются. Применение метода фистулы по Немилову, а также наши попытки использования уретроскопа, цистоскопа¹ и других медицинских приборов с целью осмотра яичников и уточнения овуляции у домашних животных не увенчались успехом. В связи с этим для выяснения момента овуляции у некоторых животных (свинья, овца, коза) остается основным методом осмотр яичников при вскрытии.

У крупных домашних животных (корова, лошадь) определение момента овуляции может быть произведено с достаточной точностью путем ректального исследования животных, находящихся в течке, через короткие промежутки времени. Через прямую кишку прощупываются яичники, а на них

¹ Приборы для осмотра мочеиспускательного канала и мочевого пузыря.

выступающая поверхность больших фолликулов. После овуляции фолликулы спадаются, и таким образом можно установить время разрыва пузырька.

Особое место как объект для специальных эмбриологических изысканий представляет кролик, у которого овуляция наступает через 10—12 часов после спаривания, вследствие чего момент овуляции определяется достаточно точно.

Изучая циклические изменения половой системы у домашних животных, мы имели возможность выяснить ряд подробностей, касающихся развития фолликулов и овуляции у сельскохозяйственных животных. При этом оказалось, что для более точного установления овуляции и степени зрелости фолликулов необходимы микроскопические исследования стенки фолликула с целью отличия нормальных образований от атретических.

В яичниках свиньи, коровы, овцы в начале течки наблюдается быстрый рост фолликулов, величина которых вскоре достигает в диаметре: у свиньи — 0,8—1,1 см, у коровы — 1,5 см, у овцы — 0,7 см, у лошади (по данным Х. И. Животкова) — 3—7 см. Фолликулы выступают на поверхности в виде больших прозрачных пузырьков. Изучая при помощи сконструированного нами прибора (типа тонометра) сопротивление стенки фолликула давлению извне у всех упомянутых животных, мы могли отметить общее явление, описанное выше (при изложении данных о физиологических изменениях в яичниках свиньи).

Фолликулы в межтечковом периоде и во время течки выдерживают, не разрываясь, довольно значительное давление. У свиньи — 600—450 г, у коровы — 800—600 г, но в определенный момент течки у коровы и овцы, так же как и у свиньи, крупные фолликулы разрываются от небольшого давления (50 г) или соприкосновения.

Эти данные в сочетании с микроскопическим исследованием позволили уловить момент перестройки в стенке пузырька и выявить его „предовуляционную стадию“, характеризующуюся сдвигом оболочек фолликула, происходящим вследствие резкой гиперемии и расширения кровеносных сосудов. Благодаря этому сдвигу происходит истончение стенки и в ней определяется место разрыва пузырька (рис. 12, стр. 35).

Одновременно было установлено, что крупные атретические фолликулы и кисты яичника выдерживают давление гораздо большее, чем нормальные фолликулы, а это позволяет при вскрытии довольно просто выявить указанные образования.

Приведенные наблюдения, выясняя механизм разрыва пузырька, опровергают представление о наступлении овуляции как следствия постепенного нарастания внутрифолликулярного давления. Разрыв фолликула является рефлекторным актом, связанным с резкой гиперемией яичников (приливом крови и расширением кровеносных сосудов).

Изучая детали развития стенки фолликулов, применив метод измерения клеток, мы имели возможность выявить следующую общую закономерность: 1) фолликулярные клетки в стенке растущих фолликулов крупнее, чем в зрелых; 2) в первые же часы после овуляции начинается быстрое увеличение объема клеток, входящих в строение фолликула. Сначала увеличиваются текальные клетки (средней оболочки фолликула), а затем происходит увеличение объема фолликулярных клеток и их превращение в лютеиновые (рис. 17).

Аналогичные результаты были получены при исследовании не только фолликулов из яичников сельскохозяйственных животных (свинья, корова, овца, лошадь), но и при изучении яичников и других животных (крыса, мышь, кролик, кошка). Некоторые особенности выявлены у собаки и лисицы, у которых в фолликулах наблюдается увеличение текальных клеток до овуляции.

Приведенные данные в эмбриологических и физиологических исследованиях позволяют уточнить степень зрелости фолликула и время овуляции у животных, у которых нельзя применить ректальное исследование.

Кроме этого, материалы о сопротивляемости стенки фолликула давлению извне показывают, что при ректальном исследовании легкий нажим на фолликул может вызвать его разрыв только в „предовуляционной стадии“, что не нарушает точности определения овуляции.

Конкретные данные о времени овуляции сельскохозяйственных животных представляется более удобным привести одновременно с изложением материалов о продвижении яиц в половых путях.

ПРОДВИЖЕНИЕ СПЕРМАТОЗОИДОВ И ЯЙЦЕКЛЕТОК В ПОЛОВЫХ ПУТЯХ САМКИ

Встреча яйца и сперматозоида происходит в яйцевом, где совершается процесс оплодотворения. В связи с этим является важным выяснение вопроса о продвижении половых клеток и их переживаемости (продолжительности жизни) в половых путях.

Раньше считали, что весь путь от влагалища до яйцеводов сперматозоиды совершают только самостоятельно, активно передвигаясь сокращением хвоста. Перемещение же яйцеклетки происходит пассивно, благодаря мерцанию ресничек клеток, покрывающих слизистую половых путей.

Опыты и наблюдения вскрыли ошибочность этих представлений.

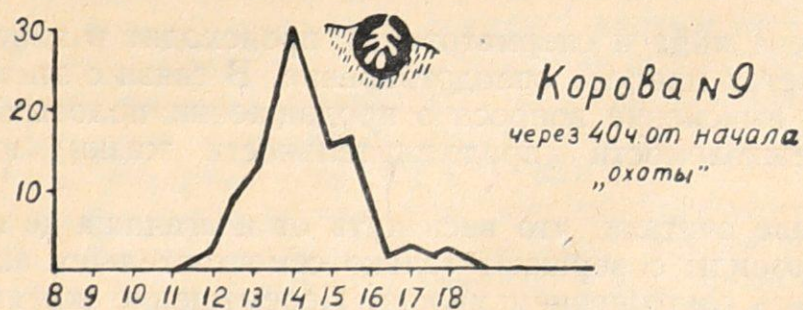
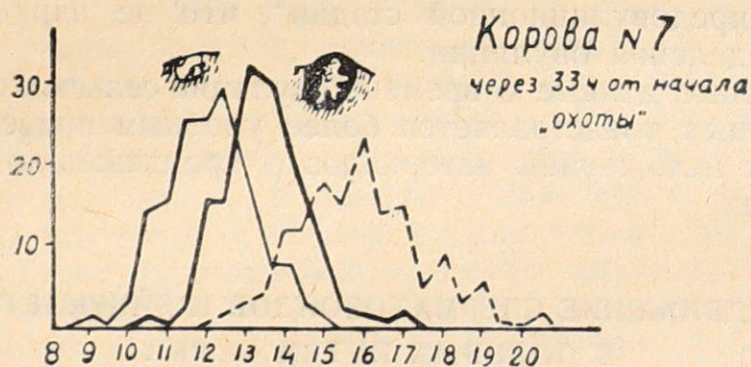
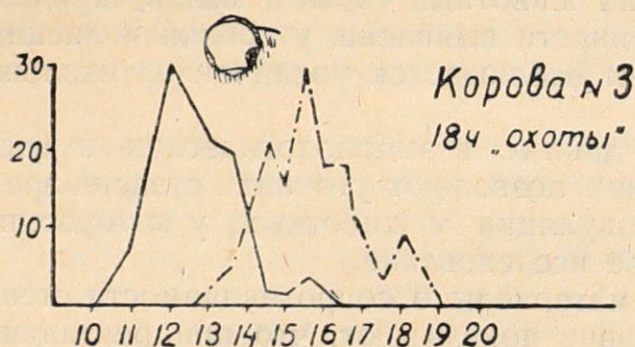
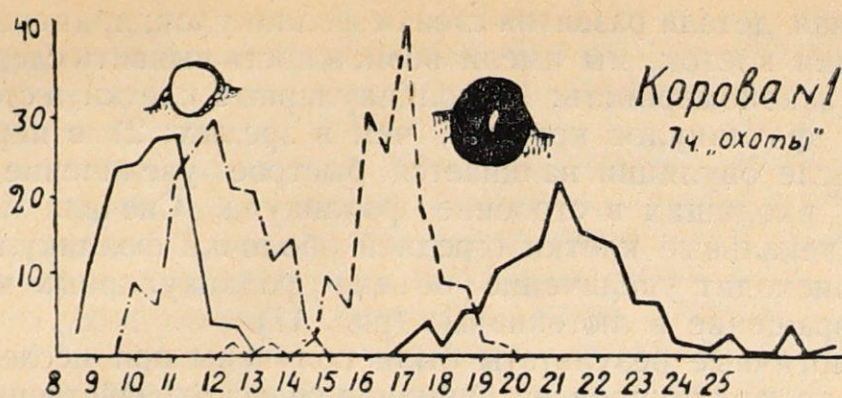


Рис. 17. Вариационные кривые величин ядер клеток фолликулов и желтого тела коров. Ядра клеток фолликулярного эпителия (тонкая черта), текальных клеток (пунктир), лютеиновых клеток (толстая черта).

Продвижение сперматозоидов. Сравнительно простые наблюдения показали, что у собаки, кролика и морской свинки сперматозоиды обнаруживаются в яйцеводах через очень короткий срок после совокупления. Так, у собаки сперма обнаруживается в яйцевоме через 15 минут после покрытия, у морской свинки и кролика еще раньше.

Опыты с фистулой в верхней части рога матки доказали, что сперма появляется в рогах через несколько секунд после полового акта.

Учитывая скорость самостоятельного движения сперматозоидов и длину полового тракта, имеющего многочисленные складки, выясняется, что перемещение спермы совершается в основном вследствие активных сокращений мускулатуры матки. По данным В. В. Маховко, передвижение сперматозоидов в половых путях самки происходит благодаря всасывающим движениям стенок матки и яйцеводов. Однако собственные движения сперматозоидов играют большую роль в процессе сближения половых клеток.

Многочисленные исследования, проведенные на сельскохозяйственных животных, выяснили скорость передвижения спермы в половых путях самки и условия, при которых сперматозоиды дольше сохраняют способность к оплодотворению.

Прежде всего следует различать виды естественного осеменения. У одних животных при совокуплении сперма попадает непосредственно в матку (по В. К. Милованову — маточный тип осеменения). Это наблюдается у свиньи, кобылы, собаки. У других животных (жвачных — коровы и овцы) сперма изливается во влагалище — влагалищный тип осеменения.

При маточном типе естественного осеменения сперма в большом объеме попадает в матку и вследствие перистальтических сокращений быстро перемещается по длине рогов, достигая яйцеводов.

Переживаемость сперматозоидов в матке свиньи и лошади определяется 16 — 20 часами.

При влагалищном осеменении у коров (по данным А. В. Бесхлебного) сперматозоиды в течение 1 — 2 часов заполняют канал шейки матки и через 40 минут попадают в начальную часть рогов матки. В канале шейки матки наблюдается длительная переживаемость сперматозоидов. Из канала шейки матки сперматозоиды постепенно, в течение 20 — 30 часов, поступают в матку и яйцеводы, но здесь их переживаемость короче.

Скорость движения и переживаемость живчиков в половом тракте овец подробно изучены А. И. Лопыриным и Н. Б. Логиновой. Исследование полового аппарата овец, убитых или оперированных в различные сроки после покрытия или осеменения, показало, что живчики, введенные в канал шейки, по-

ступают в рога матки через 2 часа после покрытия или осеменения. В яйцеводы же живчики проникают в различные сроки в зависимости от стадии „охоты“, в которой производилось покрытие или осеменение. У овец, слученных после 10 часов от начала „охоты“, живчики появляются в яйцеводах через 6 часов. У животных, слученных в первые часы „охоты“, живчики в яйцеводах появляются значительно позже—через 16 часов. Эти наблюдения позволили авторам высказать предположение, что отверстие яйцеводов на месте впадения трубы в рог матки расширяется за 10—15 часов до наступления овуляции (предполагается наличие особого сфинктора, имеющего специальные нервные окончания; раздражение этих окончаний продуктами распада семенных клеток вызывает расслабление сфинктора).

Переживаемость сперматозоидов в половых путях овец зависит от функционального состояния животного. У овцы так же, как и у коровы, наиболее благоприятной средой для сохранения жизнеспособности живчиков является канал шейки матки. Здесь живчики сохраняются в среднем около 36 часов. В яйцеводах живчики погибают через 5—7 часов, но на смену им в трубы проникают новые спермии, поступающие из канала шейки матки.

Судьба сперматозоидов в половых путях самки прослежена на многих объектах. Отмечено, что сперматозоиды проникают в слизистую оболочку матки, обнаруживаются в соединительной ткани и между мышц. В половых путях сперматозоиды поглощаются лейкоцитами (белыми кровяными тельцами). В тканях также происходит их распад и последующее всасывание.

Итак, у домашних сельскохозяйственных животных, осемененных во время течки, сперматозоиды быстро проникают в яйцеводы, но продолжительность их жизни и способность к оплодотворению крайне ограничена и определяется часами.

Для передвижения спермы имеют большое значение рефлексорные сокращения матки, рогов матки, а возможно, и яйцеводов. Важно также учитывать собственные движения сперматозоидов.

Сперма, попадающая в половые пути, является раздражителем слизистой и ее нервных окончаний. Продукты распада спермы всасываются в организм самки, что, несомненно, сказывается на физиологических отправлениях всего организма.

Передвижение яиц в трубах. После овуляции яйца попадают через воронку в трубы, где они продвигаются по направлению к матке. Согласно литературным данным, у большинства млекопитающих яйца находятся в трубах в течение 3—5 дней, а затем поступают в матку. В трубах происходит оплодотворение яиц и дробление, т. е. протекают первые

стадии развития зародыша. Здесь же гибнут неоплодотворенные яйца.

Отсюда понятно то внимание, которое уделено соответствующим исследованиям. Многочисленные работы посвящены выяснению вопроса о причинах, регулирующих передвижение яиц в трубах.

Выяснено, что в момент овуляции воронка яйцевода близко примыкает к яичнику, и вследствие этого яйца попадают в трубу. Есть указания, что внутрибрюшное давление также способствует попаданию яиц в трубы.

Перемещение яиц в трубах объясняют как деятельностью ресничатого эпителия, покрывающего слизистую труб, так и сокращением мышечных стенок яйцевода.

Следует отметить, что основные работы по изучению перемещения яиц в трубах проведены на лабораторных животных — мышах, крысах, а также кроликах. Однако имеются данные и о других объектах, причем исследователями, главным образом, устанавливаются сроки пребывания яиц в трубах. Так, в яйцеводах мыши, крысы, кролика яйца обнаруживаются в течение трех дней, у плотоядных дольше (у собак — 8 дней, у кошек — 6 — 7 дней). У сельскохозяйственных животных яйца в яйцеводах обнаруживаются в течение 70 — 100 часов.

Обнаружить яйца в яйцеводах крупных млекопитающих весьма трудно. Случаи нахождения яиц на обычных микроскопических препаратах (срезах, изготовленных из яйцевода) исключительно редки, и только единичные описания являются достоянием науки.

Обычно для обнаружения яиц в трубах применяется их промывка или соскабливание различных участков слизистой оболочки яйцеводов.

Метод вымывания яиц заключается в следующем¹. У убитого животного вырезается яйцевод и осторожно освобождается от окружающих тканей. Через расширенную часть яйцевода при помощи шприца или пипетки пропускается по каплям физиологический раствор или сыворотка крови. Жидкость, вытекающая из противоположного конца трубы, собирается по каплям на предметные стекла или, как рекомендует О. В. Красовская, на пластинки слюды. Наличие яйцевых клеток устанавливается при наблюдении под микроскопом. Можно промывать яйцевод, разрезанный на части, а также вымывать яйца из труб у живых оперированных животных. В этом случае игла шприца вводится в маточном отделе яйцевода, а с противоположной

¹ Подробно способ промывки труб и получение яиц для пересадки изложен в книге А. В. Квасницкого „Новое в физиологии размножения животных“, 1950 г.

стороны вставляется специальная яйцеприемная пипетка (рис. 18). Указанный способ позволяет получить яйца, которые могут быть пересажены в трубы другого животного.

Метод соскабливания применяется на яйцеводах, рассеченных продольно. Содержимое труб снимается при помощи ножа, а затем исследуется на стекле под микроскопом. Этот метод весьма кропотлив и менее надежен.

Оба способа пригодны для исследований, но не дают полного представления о динамике передвижения яиц в трубах в различные сроки после овуляции.

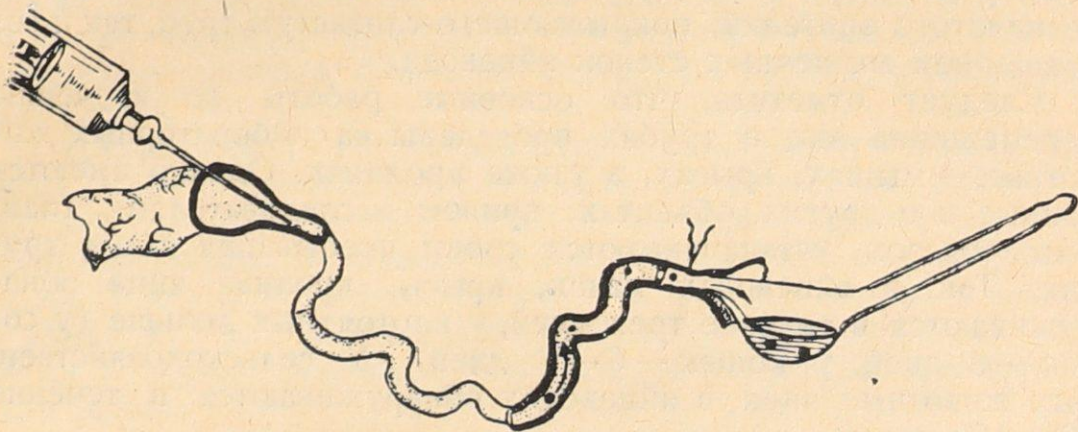


Рис. 18. Вымывание яйцеклеток из яйцевода в яйцеприёмную пипетку (по А. В. Квасницкому).

В связи с вышеизложенным на основе специального метода, известного для приготовления препаратов из полостных органов, нами был разработан способ обнаружения яиц в трубах млекопитающих, впервые примененный при специальных исследованиях, проведенных на коровах (А. А. Герасимова, Н. Г. Потапова, М. Я. Соловей, Б. П. Хватов). В дальнейшем этот метод подвергся проверке и совершенствованию и был применен в исследованиях, проведенных на свиньях, овцах и кроликах (Б. П. Хватов).

Сущность этого метода заключается в том, что у убитого животного извлекается яйцевод, осторожно освобождается от связки, измеряется и свертывается спирально между двумя картонными пластинами (рис. 19). После фиксации и целлоидиновой заливки изготавливаются серийные срезы по всей длине яйцевода. При обнаружении яиц измеряется на срезе путь, пройденный яйцеклеткой. Этот метод позволяет не только установить место расположения яйца, но и выявить его состояние: гибель или стадии дробления.

Как известно, у крупных животных длина яйцеводов варьирует, достигает 20—25 см и больше, при толщине 0,3—0,5 см.

Количество изготовленных серийных срезов колеблется в зависимости от их толщины в пределах 100—200. Для исследования пригодны толстые срезы. Поверхностные срезы, содержащие только серозную и мышечную оболочки трубы, после просмотра в воде отбрасываются. На оставшихся срезах легко обнаруживаются яйца при малом увеличении микроскопа. Эти срезы подвергаются дальнейшей обработке и окраске. В зависимости от времени, прошедшего от начала овуляции, яйцевод можно рассечь на 2 части и каждую исследовать отдельно, что облегчает технику изготовления препаратов. При обработке материала необходимо свертывание яйцевода начинать с маточного отдела. Это исключает возможность потери яиц, находящихся у входа в рог матки.

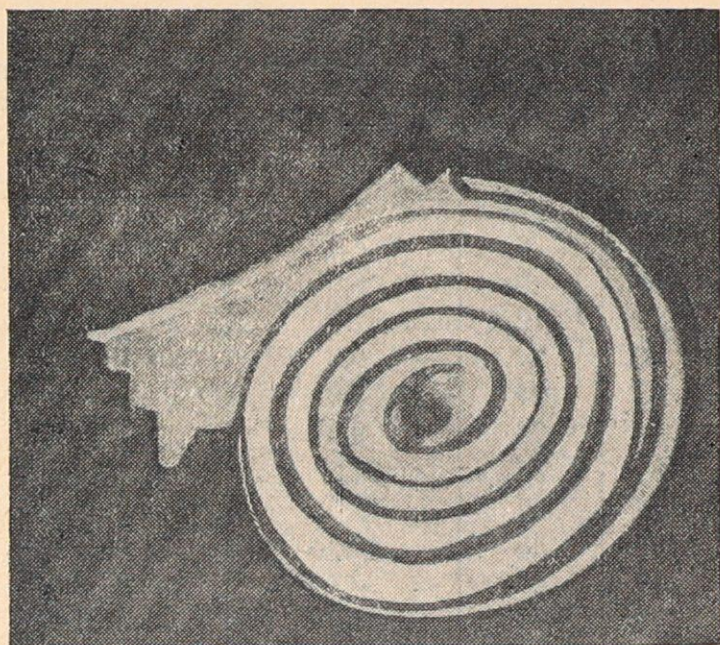


Рис. 19. Яйцевод свиньи, свернутый спирально.

В результате фиксации и заливки наблюдается некоторое укорочение яйцевода, примерно на 10—12% (подсчет проведен при изучении яйцеводов кроликов). Указанные цифры могут быть учтены, но, как показали общие выводы, не имеют особого значения для разрешения вопроса о закономерности перемещения яиц в трубах.

Ниже прилагаются конкретные данные о перемещении яиц в трубах исследованных животных.

Данные о перемещении яиц в яйцеводах коров. У коров в большинстве случаев (68,4%) овуляция происходит между 20—30 часами от начала „охоты“, однако наблюдаются отклонения в ту или другую сторону (А. В. Бесхлебнов). Эти данные установлены путем ректального исследования и совпадают с указаниями В. К. Кедрова, отметившего зависимость наступления овуляции от общего состояния организма животного и деятельности нервной системы, управляющей этим процессом.

В наших исследованиях (проведенных совместно с А. А. Герасимовой, Н. Г. Потаповой и М. Я. Соловей), момент

овуляции определяется ректально. Данные приведены в таблице 6, которую помещаем для сопоставления с последующими исследованиями.

Таблица 6

Перемещение яйцеклеток в яйцеводах коров

№№ коров	Часы забоя от момента овуляции	Расстояние, пройденное яйцеклетками, в см	Срок осеменения (часы) до и после овуляции	Состояние яйцеклетки
23	6	8,5	до 7—9	Оплодотворение
53	6	8,5 ¹	до 2 ч. 30 м.	Сперма у яйца
2	12	9,0	до 1—10	
87	24	9,0	до 10—12	Погибающая клетка
83	24	9,0	0—1	Не оплодотворена
92	24	9,2	до 7—13	"
34	36	11,0	после 4—7	"
64	36	11,5	" 4—7	"
157	48	12,0	до 1—4	2 бластомера
149	48	— ²	до 0—0	Не оплодотворена
1	48	11,0	после 1—3	"
123	72	15,0—16,0	до 21—27	3 бластомера
118	72	14,0	до 15—16	Не оплодотворена
67	72	15,0	до 8—10	"
136	84	17,0	после 0—1	6 бластомеров
49	96	19,0	после 1—7	Морула

¹ 2 яйцеклетки лежат в яйцеводе рядом.

² Яйцевод содержит кисты. Яйцеклетка у входа яйцевода.

Как видно из таблицы и диаграммы (рис. 20), у коров в трубах при их длине 20—21 см яйцевые клетки обнаруживаются в течение 96—100 часов от момента овуляции. Перемещение яиц в трубах совершается неравномерно. В первые часы после овуляции яйцо быстро проходит абдоминальную (начальную) треть трубы (8,5—9 см). Через 6—12 часов после разрыва пузырька яйцо обнаруживается на расстоянии 11,5—11 см от рога матки. Дальнейший путь яйцеклетки совершают медленно: около 0,1 см в час. Проникновение в яйцо сперматозоидов, повидимому, совершается в абдоминальной части яйцевода. Подобная картина была обнаружена нами на расстоянии 8,5—9 см от воронки. Дробление (стадия двух бластомеров) выявлено через 48 часов после овуляции, причем скорость движения в яйцеводах оплодотворенных и неоплодотворенных клеток одинакова.

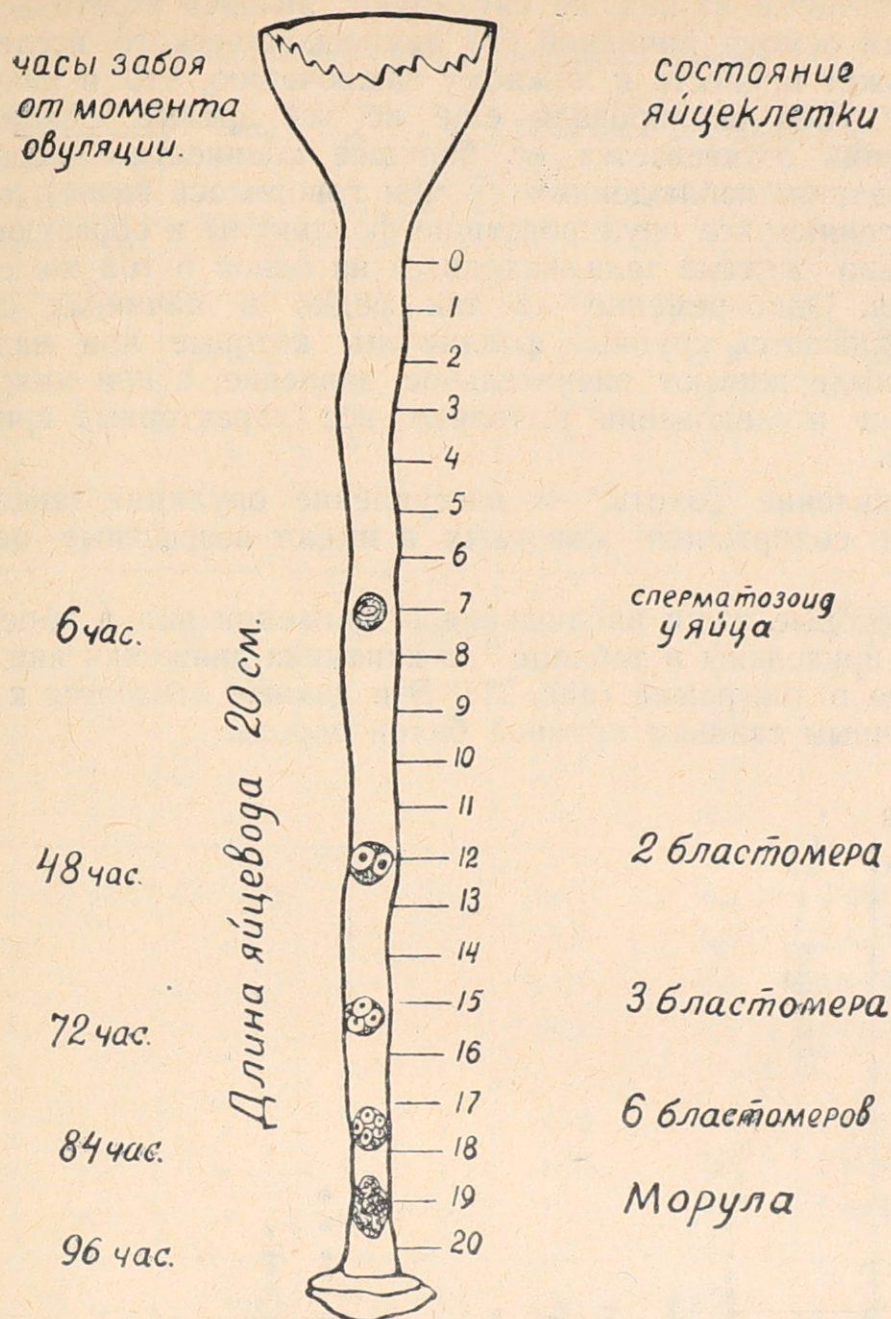


Рис. 20. Динамика перемещения яиц в яйцеводах коровы.

Данные о перемещении яиц в яйцеводах свиньи. Согласно данным зоотехнии, овуляция у свиньи происходит через 24—48 часов от начала „охоты“, иногда позже (И. М. Родин, 1938 г.). По данным А. В. Квасницкого овуляция начинается через 20—24 часа от начала „охоты“ и длится 10—15 часов. Эти данные в известной мере совпадают с результатами наших наблюдений (1938 г.). Необходимо отметить, что определение момента овуляции у свиньи весьма сложно. В яичниках развивается одновременно большое количество фолликулов, при-

чем некоторые из них не овулируют, являясь атретическими. Обычный осмотр яичников без микроскопического исследования может привести к ложному заключению, что в яичниках к сроку убоя овулировали еще не все зрелые фолликулы, и овуляция затягивается на большое количество часов. Согласно нашим наблюдениям (о чем говорилось выше), в яичниках свињи все овулировавшие фолликулы и образующиеся нормально желтые тела находятся на одной и той же стадии развития. Одновременно не так редко в яичниках свињи обнаруживаются крупные фолликулы, которые при надавливании выдерживают значительное давление, а при микроскопическом исследовании выявляют все характерные признаки атрезии.

Проявление „охоты“ и наступление овуляции зависят от условий содержания животных и имеют возрастные особенности.

Некоторые наши наблюдения о движении яиц в яйцеводах свињи приведены в таблице 7, а динамика движения яиц представлена в диаграмме (рис. 21). Эти данные относятся к восьмимесячным свињам крупной белой породы.

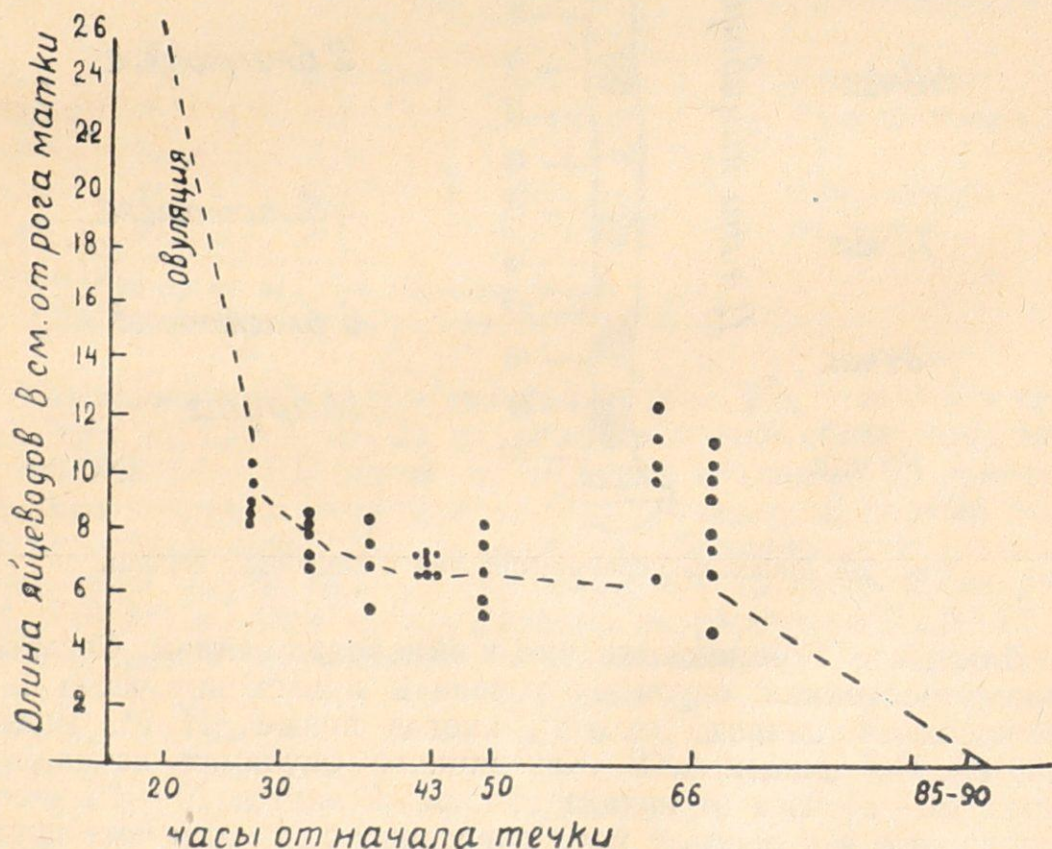


Рис. 21. Расположение и динамика перемещения яиц в яйцеводах свињи.

Таблица 7

Расположение яиц в яйцеводах свиный

Свинья №	Покрыта от начала "охоты" через	Убита от начала "охоты" через	№ яйца	Длина трубы в см	Пройден путь по яйцеводу в см	Расстояние яйца от рога матки в см	Состояние яйца
1	2	3	4	5	6	7	8
6/1	—	30 час.	1	23,5	16,6	6,9	не оплодотворены
"	—	"	2	"	16,5	7,0	"
"	—	"	3	"	15,5	8,0	"
"	—	"	4	"	15,3	8,2	"
"	—	"	5	"	14,8	8,7	"
6/2	—	30 час.	1	26,0	17,6	8,4	не оплодотворены
"	—	"	2	"	17,3	8,7	"
"	—	"	3	"	17,0	9,0	"
"	—	"	4	"	16,4	9,6	"
"	—	"	5	"	15,7	10,3	"
1/1	15 час.	43 часа	1	21,0	14,5	6,5	2 blastomeres
"	"	"	2	"	14,5	6,5	2 blastomeres
"	"	"	3	"	14,5	6,5	2 blastomeres
"	"	"	4	"	14,2	6,8	fertilized
"	"	"	5	"	13,0	7,0	2 blastomeres
"	"	"	6	"	13,0	7,0	2 blastomeres
"	"	"	7	"	13,0	7,0	2 blastomeres
1/2	15 час.	43 часа	1	25,5	19,9	5,6	2 blastomeres
"	"	"	2	"	18,9	6,6	2 blastomeres
"	"	"	3	"	17,9	7,6	fertilized
"	"	"	4	"	16,8	8,7	2 blastomeres
2/3	13 час	66 час.	1	27,0	20,6	6,4	2 blastomeres
"	"	"	2	"	17,0	10,0	4 blastomeres
"	"	"	3	"	16,8	10,2	3 blastomeres
"	"	"	4	"	15,5	11,5	3 blastomeres
"	"	"	5	"	14,6	12,4	2 blastomeres

1	2	3	4	5	6	7	8
2/4	13 час.	66 час.	1	26,0	21,6	4,4	3 бластомера
"	"	"	2	"	19,5	6,5	3 бластомера
"	"	"	3	"	18,6	7,4	3 бластомера
"	"	"	4	"	18,0	8,0	3 бластомера
"	"	"	5	"	16,8	9,2	4 бластомера
"	"	"	6	"	16,0	10,0	4 бластомера
"	"	"	7	"	15,8	10,2	3 бластомера
"	"	"	8	"	14,6	11,4	3 бластомера
3/4	—	50 час.	1	19,0	13,9	5,1	не оплодотворены
"	"	"	2	"	13,6	5,4	"
"	"	"	3	"	12,2	6,8	"
"	"	"	4	"	11,3	7,7	"
"	"	"	5	"	10,7	8,3	"
4/7	—	85—90 часов	—	28,0	—	—	яйца в трубах не обнаружены
5/10	—	92 час.	—	27,0	—	—	яйца в трубах не обнаружены

Анализируя результаты исследования, можно отметить, что длина яйцеводов у молодых свиней варьирует в пределах от 19 до 28 см; длина воронки равна 5 см. Весь путь от яичников до рога матки яйцеклетки проходят в течение 3,5 суток, и через 85—90 часов яйца в трубах не обнаруживаются.

У животных, убитых в разные часы от начала „охоты“ (от 30 до 66 час.), все яйцеклетки обнаруживаются в маточном отделе яйцевода на расстоянии 4,4—12,2 см от рога матки, но основная масса яйцеклеток располагается в участке между 5,5—8,5 см от рога. Некоторые яйцеклетки лежат рядом и даже обнаруживаются на одном срезе (рис. 22), другие расположены по длине яйцевода на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга, но между крайними яйцеклетками это расстояние иногда достигает 7 см (табл. 7, св. № 2/4).

Указанное расположение яйцеклеток в трубах говорит о том, что яйцеклетки быстро проходят абдоминальную часть яйцевода и задерживаются в более узком его отделе. Повидимому, длина абдоминальной части яйцевода не отражается особенно на времени перемещения яйцеклеток: последние обнаруживаются в узком отделе при различном варианте труб.

В узком отделе перемещение яиц совершается значительно медленнее, что видно из сопоставления данных в отношении свиней, убитых в различные часы от начала „охоты“.

При изучении закономерности перемещения яиц наблюдались случаи их неравномерного распределения в трубах, что может быть объяснено неодновременной овуляцией всех фолликулов в яичниках. Не отрицая этой возможности, мы обра-

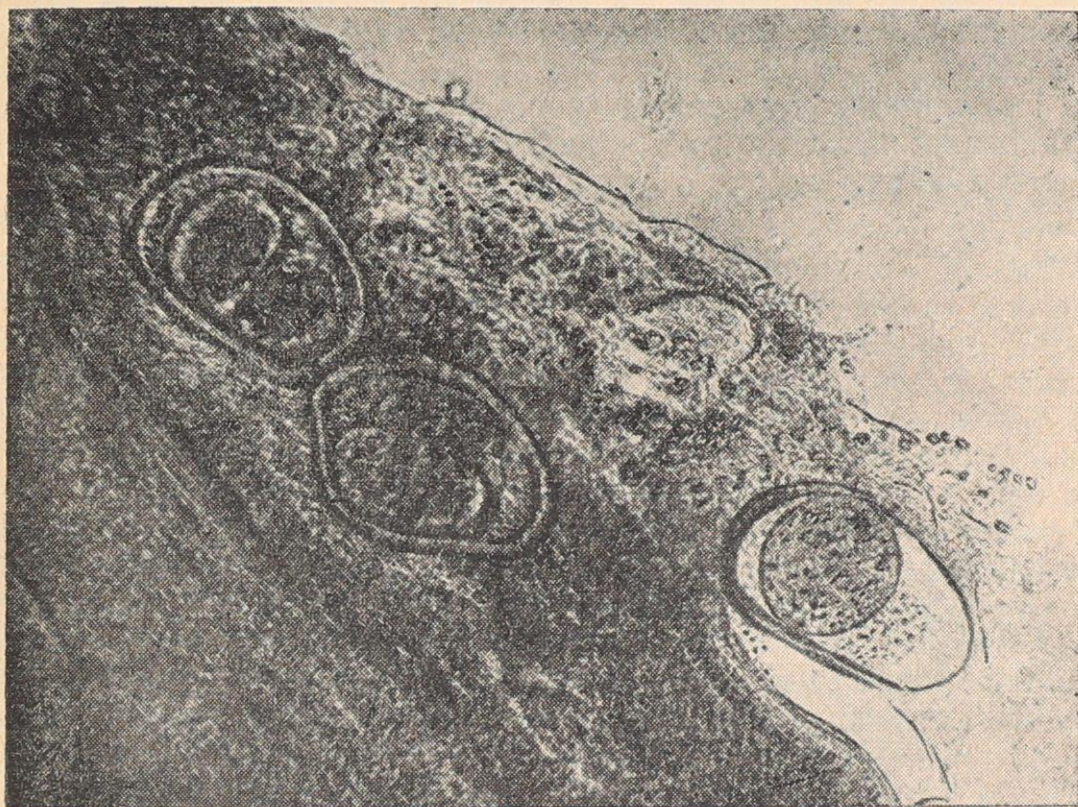


Рис. 22. Расположение яиц в трубе свиньи.

щаем внимание на другую причину — различное расположение овулировавших фолликулов в яичниках. У свиньи № 1/1 в правом яичнике выделялись 3 фолликула, лежащие рядом, причем места их разрывов были направлены в одну сторону. В этом случае были обнаружены в трубах три яйцеклетки, лежащие рядом. В левом яичнике у этой же свиньи отмечено иное расположение овулировавших фолликулов, и места их разрывов были направлены в разные стороны. В этом случае в трубах обнаружены яйца на расстоянии 1 см друг от друга (табл. 7, св. № 1/2). Такая же картина была выявлена и у других свиней, причем при наличии фолликулов с разрывами, обращенными к основанию (воротам) яичника, можно отметить более позднее поступление яиц в трубы.

Данные о перемещении яиц в яйцеводах кролика. Как известно, овуляция у кролика обычно наступает через 10—12 часов после спаривания. Яйца легко вымываются из труб. Установлено, что оплодотворение происходит через 18—20 часов после спаривания, через 24 часа яйца находятся в стадии 2-х бластомеров. Дробящиеся яйца попадают в матку через 70—75 часов (А. В. Квасницкий). Однако и на данном объекте обнаружение яиц путем их вымывания из труб не дает представления о динамике перемещения яиц и их распределении в трубах.

Прилагаемая диаграмма (рис. 23), составленная на основании наших исследований, иллюстрирует динамику перемещения яиц в трубах.

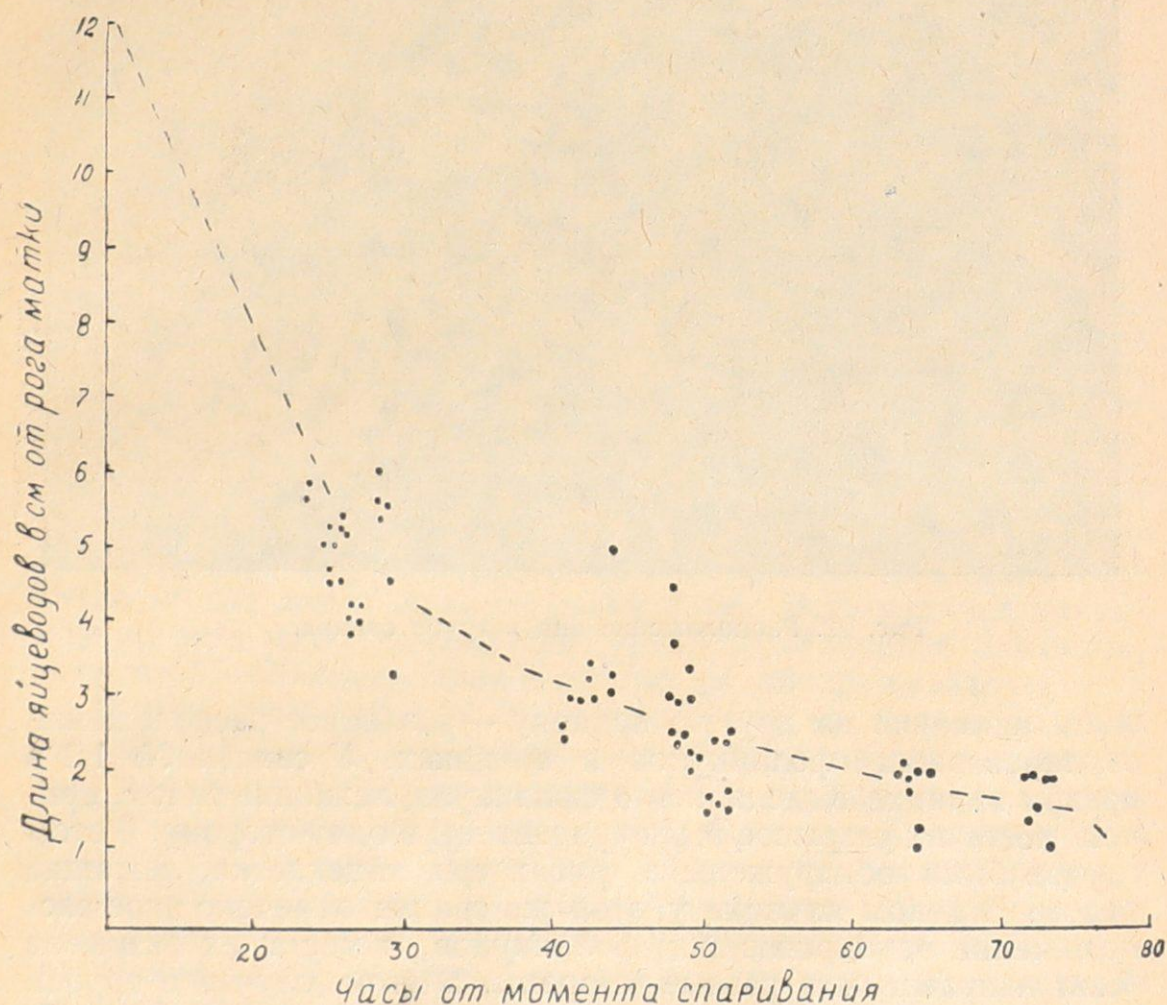


Рис. 23. Расположение и динамика перемещения яиц в яйцеводах кролика.

Длина яйцеводов у кроликов колеблется довольно значительно (у наших подопытных животных от 9 см до 15 см). При этом рожающие самки имеют более длинные яйцеводы, но наблюдаются также различные вариации в длине между пра-

вым и левым яйцеводами у одной и той же самки. Как правило, яйца очень быстро проходят абдоминальную половину яйцевода и через 12—13 часов после овуляции обнаруживаются на расстоянии около 5 см от рога матки. В этом отрезке трубы яйца задерживаются продолжительное время — около 60 часов, причем наблюдается очень медленное их перемещение по направлению рога матки. Обычно яйца лежат близко одно к другому. Исследование расположения овулировавших фолликулов в яичниках разъясняет картину распределения яиц в трубах. У кроликов мы наблюдали такую же зависимость распределения яйцеклеток от места положения фолликулов в яичниках, как и у свиней.

В настоящее время мы не располагаем достаточно точными данными о динамике перемещения яиц в трубах у лошади и у овцы. Однако мы можем сослаться на исследования А. И. Лопырина и Н. В. Логиновой, проведенные на овцах. Авторы путем промывания яйцеводов установили, что скорость продвижения яиц в верхнем и нижнем отделах труб различна. Яйцеклетки овец быстро продвигаются в абдоминальном отделе и через 20 часов достигают середины трубы. Затем продвижение яиц замедляется, и нижнюю треть яйцевода яйцо проходит в течение 3—4 суток. На пятые сутки яйцо попадает в матку. Авторы отмечают, что иногда длительность пребывания яиц в трубе у овец может сокращаться, что наблюдалось у двух оперированных овец, которые, несмотря на удаление яйцеводов, через 72 часа после овуляции оказались беременными. Повидимому, в данных случаях оперативное вмешательство изменило сократительную деятельность труб и вызвало более быстрое перемещение яиц.

У овец наиболее вероятный срок пребывания яиц в трубах определяется в 3—4 дня при быстром продвижении яйцеклеток в абдоминальном отделе.

Подводя итог, мы имеем возможность отметить общую закономерность, которая наблюдается в перемещении яиц по яйцеводам у всех исследованных животных (корова, свинья, кролик).

После овуляции яйца обычно быстро проходят воронку и значительную часть абдоминального отдела яйцевода. Этот путь они совершают в первые часы после овуляции и задерживаются в более узком отделе яйцевода. Повидимому, длина абдоминальной части яйцеводов особо не отражается на времени перемещения яиц; последние обнаруживаются в узком отделе при различных вариантах длины труб. В узком отделе перемещение яиц совершается значительно медленнее.

Отмеченная закономерность перемещения яиц может быть объяснена только сократительной способностью яйцеводов, направляющей движение клеток к рогу матки. Характер сокращения труб и рогов матки меняется в зависимости от фазы

полового цикла. Во время овуляции наблюдаются перистальтические сокращения яйцеводов и примыкание их воронок к яичникам. Известную роль в перемещении яиц играет мерцательный эпителий, способствующий передвижению яиц в отделе яйцевода, примыкающего к матке. Однако быстрое перемещение яиц связано в основном с сократительной способностью труб.

Большое значение имеет характер сокращения труб, возможно, различный в разных участках. Это одновременно указывает на важную роль нервных регуляций в перемещении яиц, выраженную не только в регуляции сокращений, но и в секреции эпителия труб. Несомненно, в процессе перемещения яиц имеет значение секрет эпителия и его характер. Секрет заполняет многочисленные складки слизистой и более интенсивно выделяется в абдоминальной части яйцеводов, накапливаясь по направлению к рогу матки. У некоторых животных (кролик) этот секрет принимает участие в образовании оболочки, окружающей яйцо. Повидимому, накопление секрета задерживает перемещение яиц сначала в сторону воронки, а затем в маточном отделе яйцевода.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Касаясь истории проблемы оплодотворения, следует отметить, что до установления факта слияния при оплодотворении половых клеток было высказано более четырехсот различных предположений, пытающихся объяснить данное явление. Эти гипотезы имели фантастический характер, так как были лишены основ, которые дало непосредственное наблюдение за процессом оплодотворения.

Первое описание процесса оплодотворения у животных принадлежит Николаю Александровичу Варнека, профессору Московского университета. В 1850 году Варнека опубликовал свои наблюдения об оплодотворении яиц у прудовика и наземного слизня. В прозрачных яйцах были обнаружены два ядра, которые сливались в одно, после чего следовало дробление яйцевой клетки. В работе проф. Варнека представлены рисунки, изображающие отделение направительных телец, появление и слияние ядер в яйце и дробление последнего (рис. 24). Н. А. Варнека открыто объявил себя противником витализма и указывал на необходимость химических исследований для установления различий между оплодотворенным и неоплодотворенным яйцом.

Однако в то время эти исследования были слишком сложны для понимания современников, и открытия Варнека были оценены только через 25 лет, когда было установлено деление

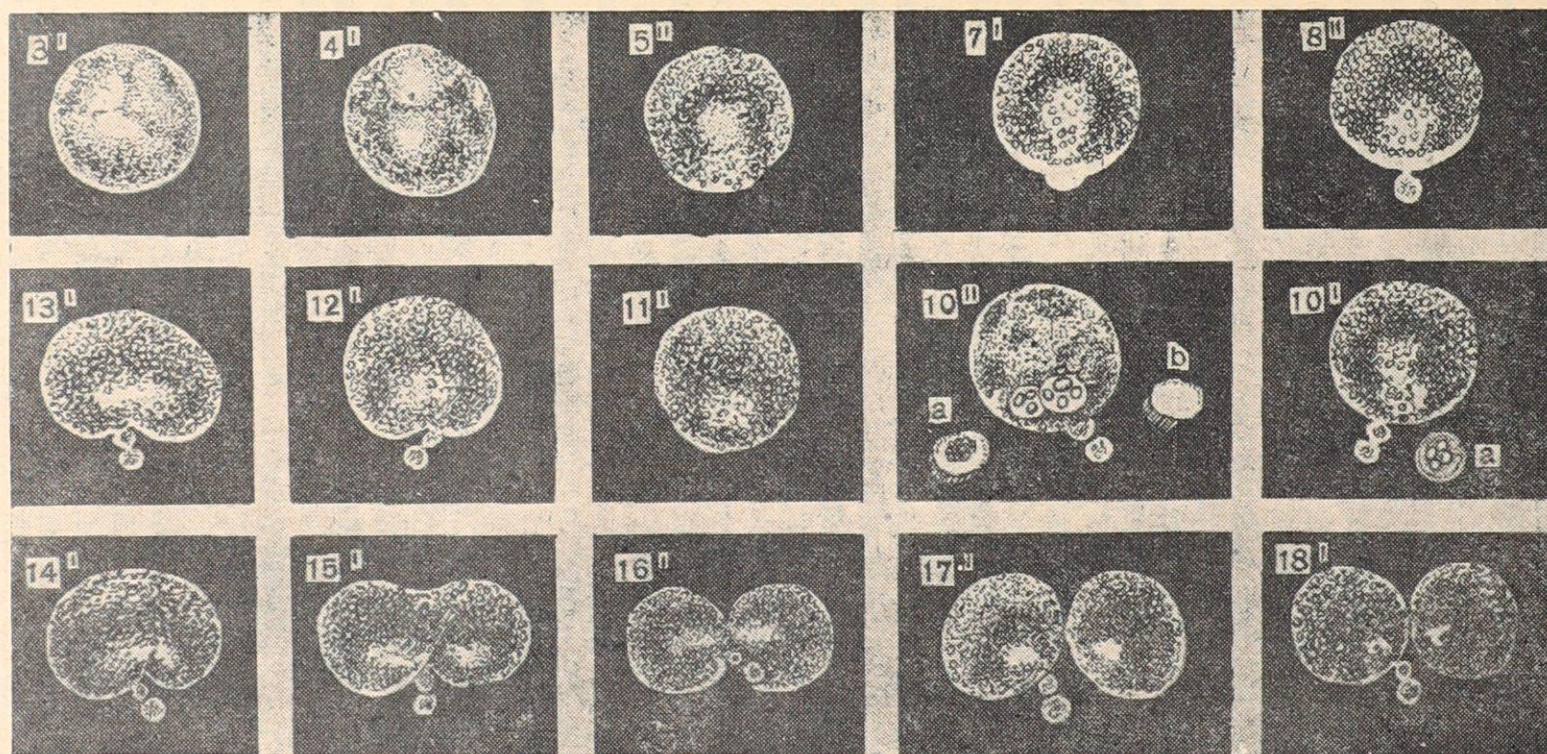


Рис. 24. Созревание и оплодотворение яйца прудовика по Н. А. Варнеку (А. Д. Некрасов. Оплодотворение в животном царстве. Госиздат, 1930).

клеток и яйца многих беспозвоночных явились основным объектом для изучения процесса оплодотворения.

В последующих многочисленных исследованиях при наблюдении оплодотворения обращалось внимание, главным образом, на одну сторону этого процесса, а именно: слияние ядер половых клеток. Это слияние представлялось в следующем виде. При созревании половых клеток имеет место редукционное деление, в результате которого происходит уменьшение вдвое числа хромосом. Во время оплодотворения половинное число хромосом ядра мужской половой клетки сочетается с половинным числом хромосом ядра женской половой клетки. Оплодотворение восстанавливает число хромосом, характерное для данного вида животного или растения.

При анализе явлений наследственности хромосомам придавалось особое значение как носительницам наследственных свойств. Вейсман, Морган и другие в качестве исходного положения без доказательств выдвинули идею о неизменности хромосом половых клеток. Согласно этому при оплодотворении образуется набор отцовских и материнских хромосом, несущих в себе неизменные наследственные зачатки. Одновременное отрицание влияния внешней среды на хромосомы половых клеток привело к ложным выводам о неизменности наследственного вещества, заключенного в хромосомах в виде частиц-генов. Оплодотворение рассматривалось как встреча половых клеток и случайное сочетание генов.

Идеалистическое представление о постоянстве и неизменности наследственного вещества послужило обоснованием для построения реакционных расовых теорий.

Со времени открытия оплодотворения в виде слияния половых клеток был поставлен вопрос о сущности данного явления.

Мичуринская биология изучает оплодотворение как физиологический процесс.

В противоположность утверждениям формальных генетиков, что оплодотворение является суммацией хромосомных наборов родителей, мичуринская биология рассматривает оплодотворение как взаимный обмен веществ сливающихся половых клеток.

В процессе развития и роста половых клеток в них морфологически ясно выявляется интенсивный обмен веществ. И. И. Мечников в своих исследованиях над медузами уже обратил внимание на увеличение размеров яйцевых клеток путем обычной ассимиляции, а в некоторых случаях в результате активного пожирания соседних клеток.

При оплодотворении происходит обмен веществ между половыми клетками. „Оплодотворение, объединение двух половых клеток, как и любой биологический процесс, сводится к ассимиляции и диссимиляции“¹, — пишет Т. Д. Лысенко, причем при

¹ Т. Д. Лысенко. Агробиология. Сельхозгиз, 1949, стр. 509.

оплодотворении происходит обоюдная ассимиляция половых клеток. В конечном итоге ни одна из половых клеток не остается, а получается третья, новая, одна вместо двух.

Эта клетка-зигота дает начало новому организму.

Выдвинутое мичуринской биологией положение, рассматривающее оплодотворение как физиологическое явление, выраженное во взаимном обмене веществ между половыми клетками, имеет большое значение. Это положение обосновывает правильную постановку вопросов о наследственности, изменчивости при избирательном характере оплодотворения и возможном участии многих половых клеток в этом процессе, происходящем во взаимосвязи с внешней средой.

Многочисленные исследования, проведенные на беспозвоночных и низших позвоночных животных, выяснили ряд общих вопросов осеменения и оплодотворения.

Основные данные получены при наблюдениях за процессом оплодотворения, совершающимся вне организма матери. Небольшие прозрачные яйца некоторых беспозвоночных (морского ежа, медузы), выделенные в воду, являются наиболее удобным объектом для микроскопических исследований. На этих же объектах проведены многочисленные опыты с целью выяснения взаимного влияния половых клеток и значения для оплодотворения внешней среды, а также изучены результаты механических и химических воздействий на яйцеклетки.

Если в каплю воды, в которой находятся яйца морского ежа, внести некоторое количество сперматозоидов этого же вида животных, то можно видеть, как изменяется движение сперматозоидов: они быстро устремляются к яйцу и окружают его. Исследования показали, что яйца выделяют особые вещества, привлекающие сперматозоидов. В данном случае говорят о явлении хемотаксиса, широко распространенного в природе среди многих простейших животных и бактерий.

Сперматозоид проникает через оболочку в цитоплазму яйца.

Проникновение сперматозоида вызывает ряд изменений в яйцеклетке. Под микроскопом можно наблюдать появление между оболочкой яйца и ее цитоплазмой нового слоя в виде так называемой оболочки оплодотворения.

Тело сперматозоида теряется в цитоплазме яйцеклетки. Хорошо заметным остается только ядро сперматозоида. В дальнейшем происходит сближение, а затем слияние ядер сперматозоида и яйцевой клетки.

Из работ последнего времени, касающихся оплодотворения у беспозвоночных животных, обращают внимание исследования П. В. Макарова об оплодотворении у лошадиной аскариды. Этот объект удобен для изучения, так как сперматозоиды аскариды имеют крупные размеры и процесс оплодотворения значительно растянут во времени, что позволяет проследить

морфологические изменения при оплодотворении в спермии и в яйце.

Сперматозоиды аскариды имеют конусовидную форму, в их расширенном конце обнаруживается хроматиновая глыбка, дающая реакцию на присутствие дезоксирибонуклеиновой кислоты¹, т. е. соответствующая ядру. Яйца аскариды имеют овальную форму, тонкую оболочку. В цитоплазме яйца обнаруживаются слизистые и жировые включения. Ядро в виде гомогенного тела имеет 1—2 глыбки, содержащие тоже дезоксирибонуклеиновую кислоту. До оплодотворения рибонуклеиновая кислота как в сперматозоиде, так и в яйце не обнаруживается.

При оплодотворении в момент соприкосновения сперматозоида с поверхностью яйца в нем происходят изменения, выраженные в окрашиваемости и структуре. В сперматозоиде уже обнаруживаются глыбки, дающие реакцию на рибонуклеиновую кислоту. Во время перемещения в цитоплазме яйца тело сперматозоида постепенно уменьшается в размерах, приобретает округлую форму и исчезает.

В яйцеклетке при оплодотворении также наблюдаются изменения, выраженные в перераспределении включений и участии последних в образовании оболочек яйца.

Вокруг ассимилируемого сперматозоида появляется кольцо из многочисленных жировых включений. Внутри этого кольца возникают мелкие белковые зерна. Указанные включения строятся из вещества яйца в результате ассимиляции его сперматозоидом. По П. В. Макарову, в этом процессе активную роль играют рибонуклеиновые кислоты, возникающие в ассимилированном сперматозоиде.

Описанные наблюдения рассматриваются автором как морфологические показатели процесса ассимиляции при оплодотворении.

Необходимо также отметить, что во время оплодотворения происходит ряд сложных и мало изученных изменений, выраженных в физико-химических показателях. Исследования касались главным образом яйца. При оплодотворении наблюдается повышение вязкости цитоплазмы яйца. Есть также указания на уменьшение удельного веса яйца и повышение потребления кислорода, свидетельствующие о повышении окислительных процессов. Однако эти данные не являются общепризнанными и требуют тщательной проверки.

Ко всему этому следует добавить, что данные, установлен-

¹ В настоящее время установлено, что нуклеиновые кислоты входят не только в состав ядра клетки, но и ряда цитоплазматических структур. Однако нуклеиновые кислоты несколько отличаются по своему химическому строению. В ядрах клеток обнаруживается дезоксирибонуклеиновая кислота, а в цитоплазматических структурах — рибонуклеиновая кислота (Макаров П. В.).

ные на беспозвоночных и низших позвоночных животных, не могут быть всецело перенесены на млекопитающих.

Оплодотворенная яйцевая клетка имеет одно ядро. Спустя некоторое время яйцо начинает делиться.

Сравнительные исследования процесса оплодотворения установили, что у разных животных в период внедрения сперматозоидов яйца могут находиться в разных состояниях. У одних животных (морской еж) сперматозоиды проникают в зрелые яйца, у которых завершилось отделение направительных телец. У других животных сперматозоиды проникают в яйца, находящиеся на различных стадиях созревания. В этом случае отделение направительных телец происходит после проникновения сперматозоида в яйцо.

Параллельно с изучением процесса оплодотворения возник вопрос: может ли яйцевая клетка дробиться без участия сперматозоида? Ответ на этот вопрос дал русский ученый А. А. Тихомиров. В 1886 г. в опытах с неоплодотворенными яйцами тутового шелкопряда А. А. Тихомиров показал, что путем различных воздействий — механических (трение), термических (повышение температуры), химических (помещение яиц в слабые растворы серной кислоты) — можно вызвать дробление и дальнейшее развитие яиц. Это открытие имело большое значение, так как объясняло явление девственного размножения или партеногенеза, известное для некоторых низших беспозвоночных и насекомых (пчелы). Дальнейшие многочисленные опыты показали, что при помощи различных факторов можно вызвать искусственный партеногенез яиц не только низших животных, но и млекопитающих, о чем впервые в 1922 г. было сообщено С. В. Мясоедовым.

Следует отметить, что явление партеногенеза еще недостаточно использовано для разрешения вопросов эмбриологии. В настоящее время в связи с хорошо разработанной техникой пересадки яиц у млекопитающих от одного животного другому опыты с партеногенезом в сочетании с искусственным оплодотворением должны привлечь внимание исследователей.

Непосредственными наблюдениями за процессом осеменения установлено, что у ряда животных в яйцевую клетку проникает не один, а много сперматозоидов. Это явление, получившее название полиспермии или множественности оплодотворения, установлено давно как среди растений, так и среди животных.

В связи с этим возник вопрос о значении данного явления в процессе оплодотворения.

Многие цитологи и эмбриологи, стоящие на ложных позициях хромосомной теории наследственности, расценивали полиспермию как патологический процесс, либо утверждали, что при полиспермии в процессе оплодотворения принимает участие только один сперматозоид, ядро которого сливается с яд-

ром яйцеклетки. Другие же сперматозоиды, попавшие в яйцо, погибают и рассасываются, не оказывая влияния на оплодотворение и дальнейшее развитие зародыша.

Передовая мичуринская биология, отрицающая хромосомную теорию наследственности, рассматривает полиспермное оплодотворение как нормальный физиологический процесс. В процессе оплодотворения принимает участие не один сперматозоид, а многие, причем эти половые клетки ассимилируются в зиготе.

Опыты и наблюдения, проведенные в Ленинградском университете, доказали на растениях и на животных, что при множественном оплодотворении происходит передача наследственных свойств нескольких отцовских форм¹.

У млекопитающих животных оплодотворение и первые стадии развития зародыша совершаются в трубах. При современных способах исследования на живом организме не представляется возможным проследить эти процессы. Все известное о морфологии оплодотворения основывается на двух способах исследования. Первый способ — наблюдение за процессом оплодотворения и дроблением яиц, извлеченных из труб или яичников у оперированных или убитых животных, другими словами — прижизненное наблюдение за развитием яиц вне организма в искусственной среде. Второй способ — исследование последовательных стадий развития яиц непосредственно в трубах. При этом способе изучаются убитые (фиксированные) яйцеклетки, обнаруженные на серийных препаратах, изготовленных из яйцеводов.

Оба способа имеют большие недостатки. Прежде всего следует отметить, что процесс оплодотворения и дробления, наблюдаемый вне организма, отличается от этого процесса в организме. Нельзя отрицать того, что яйца, помещенные в искусственную среду и подвергшиеся действию света, претерпевают ряд неизвестных еще изменений, сказывающихся на проникновении в яйцо сперматозоидов, а также на дроблении. Кроме этого, прижизненные наблюдения не позволяют выявить ряд структурных особенностей как яйца, так и сперматозоидов.

Второй способ исследования фиксированного материала — труб, содержащих оплодотворенные яйца, не позволяет выявить со всей полнотой динамику оплодотворения, так как в каждом случае видны лишь отдельные картины, требующие соответствующей расшифровки.

В связи с этим более правильные представления могут быть получены при сопоставлении различных способов исследова-

¹ Указанные опыты и наблюдения изложены в двух опубликованных лекциях проф. Н. В. Турбина: 1) Процесс оплодотворения у растений в свете мичуринского учения, 1950 г. 2) Новые данные мичуринской биологии о процессе оплодотворения, 1952 г. (лекция Всесоюзного общества по распространению политических и научных знаний).

ния. Для решения вопросов эмбриологии имеют также огромное значение физиологические опыты с пересадкой оплодотворенных яиц.

Анализируя многочисленные работы об оплодотворении у млекопитающих, прежде всего можно отметить, что большинство исследований проведено на лабораторных животных — мышах и крысах. Особое место занимает кролик, у которого процесс оплодотворения изучен более детально, чем у других животных. В отношении сельскохозяйственных животных сведения крайне ограничены.

В настоящее время можно считать установленным, что встреча половых клеток — яйца и сперматозоидов — у млекопитающих происходит в трубах, где и совершается оплодотворение.

Вышедшие из фолликулов яйца у всех млекопитающих бывают окружены венцом из фолликулярных клеток, которые рассеиваются во время прохождения яйца в трубе. Отделение венца во времени совершается различно у разных животных. Яйцеклетки коровы, свиньи и овцы теряют лучистый венец раньше, чем яйца кролика.

Учитывая состояние яиц и вышеприведенные данные о передвижении половых клеток в половых путях самки, можно указать на ряд возможных вариантов, касающихся места встречи яиц и сперматозоидов в зависимости от сроков осеменения.

Если осеменение произведено до овуляции и сперматозоиды достигли верхних отделов яйцеводов, местом встречи половых клеток является соответствующий отдел трубы, причем сперматозоиды проникают между клетками венца, участвуя в его рассеивании.

При осеменении после овуляции в связи с быстрым прохождением яйцеклетками верхнего отдела яйцеводов встреча половых клеток возможна только в нижней половине трубы.

В обоих случаях необходимо учитывать способность к оплодотворению как сперматозоидов, так и яиц. Среди млекопитающих могут быть различные варианты. Так, яйцевые клетки кролика во время прохождения по трубе покрываются белковой оболочкой, в связи с этим оплодотворение может произойти только в верхних отделах яйцеводов. У летучей мыши в естественных условиях осеменение происходит задолго до овуляции. Их сперматозоиды, так же как сперматозоиды птиц, долго сохраняют способность к оплодотворению. В отношении сельскохозяйственных животных эти вопросы еще недостаточно разрешены.

Наши исследования показывают, что у коровы возможно оплодотворение при осеменении как за несколько часов до овуляции, так и в первые часы после овуляции (табл. 6). Однако для практики важно не только установление факта оплодотво-

рения, но необходимо еще выяснение и других вопросов: какие условия благоприятствуют оплодотворению и развитию более жизненных животных.

Наблюдения, проведенные А. В. Бесхлебновым, показали, что более эффективный результат у коров дает спаривание, которое проводится спустя 10—15 часов от начала „охоты“, т. е. перед овуляцией, которая чаще происходит между 20—30 часами от начала „охоты“¹.

Одной из ранних фаз оплодотворения можно считать момент проникновения сперматозоидов в яйцевую клетку.

Многочисленные наблюдения, проведенные на мышах, крысах, морских свинках и кроликах, говорят о том, что живчики могут проникнуть через оболочку в яйцо в любом месте. Обычно в яйцо проникает весь сперматозоид. В это время завершается отделение направительных телец. Головка сперматозоида набухает, а тело и хвост, распадаясь, сливаются с протоплазмой яйца. В дальнейшем происходит слияние ядер половых клеток.

На живых клетках процесс оплодотворения весьма подробно прослежен у кролика. Наиболее четкие данные об этом приведены в исследованиях О. В. Красовской и И. И. Соколовской.

В опытах О. В. Красовской и Н. А. Диомидовой яйца, добытые путем промывания труб, помещались в кроличью плазму, к которой добавлялись сперматозоиды. Яйца в стерильных условиях сохранялись в термостате при температуре 37°. Кроме этого, проводилось также осеменение яиц, добытых из яичников путем прокола зрелых фолликулов.

Наиболее подходящими для наблюдения оказались яйца, вымытые из труб через 17 часов после спаривания с вазектомированным самцом². Овуляция у кроликов происходит после спаривания с вазектомированным самцом так же, как и с нормальным, через 10—12 часов. Яйца, полученные ранее указанного срока, окружены клетками фолликулярного эпителия, что затрудняет исследования. В более поздние сроки после овуляции яйца кролика покрываются белковой оболочкой, препятствующей проникновению сперматозоидов.

Наблюдая под микроскопом процесс оплодотворения, авторы отмечают, что через 10—15 минут после прибавления спермы вокруг яйцевой клетки обнаруживаются живчики, которые продвигаются перпендикулярно к поверхности яйца и проникают между клетками венца. Через прозрачную оболочку яйца

¹ Анализируя общие условия хозяйств, А. В. Бесхлебнов рекомендует вести в течение суток тщательное наблюдение за коровами с целью выявления у них „охоты“. Случку следует производить вскоре после обнаружения признаков „охоты“— утром или вечером.

² Самец, у которого проведена операция перевязки семявыносящего протока. Такие самцы способны к спариванию, но не выделяют сперму.

проникает много сперматозоидов. В это время яйцо имеет одно направительное тельце. Авторы пишут: „...трудно проследить момент проникновения головки сперматозоида в яйцо, но ни разу нельзя было отметить образование воспринимающего бугорка, каковой легко наблюдать на яйцах некоторых беспозвоночных. Второе направительное тельце выделяется после проникновения сперматозоида.

Выделение второго направительного тельца происходит довольно быстро. Вначале на поверхности яйца можно было отметить небольшой выступ протоплазмы, не содержащий желточных зерен, который постепенно увеличивается. Через некоторое время наблюдалось как бы сжатие протоплазмы, во время которого в перивулярное пространство и выделялось направительное тельце, что сопровождалось уменьшением объема яйца и увеличением перивулярного пространства. Головка вошедшего сперматозоида невидима, и ее дальнейшее изменение можно проследить только на фиксированных и окрашенных препаратах“.

В дальнейшем в яйце обнаруживаются два ядра, называемых пронуклеусами. Одно ядро принадлежит сперматозоиду, другое — яйцевой клетке.

В последующих исследованиях О. В. Красовская подтвердила, что при вхождении в протоплазму яйца головка сперматозоида становится невидимой, что указывает на ряд изменений, которые претерпевает сперматозоид во время созревания яйца. Эти изменения совершаются медленно. Головка сперматозоида увеличивается в размерах и принимает шаровидную форму. После отделения второго направительного тельца становится заметным ядро яйцеклетки.

Оба пронуклеуса, видимые в живых клетках, увеличиваясь в объеме, передвигаются к центру клетки. Схема (рис. 25) показывает путь пронуклеусов. Женский пронуклеус передвигается по прямой линии, а мужской пронуклеус совершает более сложный путь в виде дуги. Выяснить причину данного явления не удалось.

Отметим, что на всех рисунках, имеющих в работах О. В. Красовской, в яйцевых клетках изображены сперматозоиды, располагающиеся в прозрачной оболочке и перивулярном пространстве.

В свете новых представлений о процессе оплодотворения как взаимной ассимиляции половых клеток участие в оплодотворении многих живчиков имеет большое значение.

В своих наблюдениях О. В. Красовская отметила, что во-

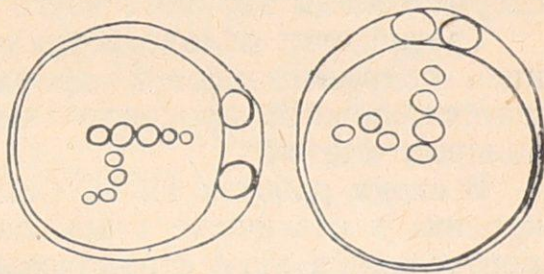


Рис. 25. Перемещение пронуклеусов в яйце кролика (по О. В. Красовской).

круг яйцеклетки во время осеменения происходит разжижение плазмы, в которую заключено яйцо. Кроме этого, живчики способствовали рассеиванию фолликулярных клеток и венца, окружающих яйцо. Указанное явление наблюдалось при прибавлении не только семени кролика, но и семени других животных—крысы и морской свинки.

Эти опыты были продолжены И. И. Соколовской, выяснившей, что для процесса оплодотворения недостаточно одного живчика. Живчики, проникая между фолликулярными клетками, способствуют рассеиванию венца вследствие действия особого вещества—фермента гиалуронидазы. Этот фермент содержат сперматозоиды различных видов сельскохозяйственных животных. Рассеивание венца вокруг яйца кролика получено при добавлении сперматозоидов быка и барана.

Биологическая проверка показала, что более быстрое рассеивание венца способствует оплодотворяемости.

На основании своих наблюдений И. И. Соколовская выделяет следующие этапы оплодотворения.

Первый этап оплодотворения характеризуется рассеянием фолликулярных клеток и лучистого венца, окружающего яйцеклетку. Этот процесс, связанный с действием фермента сперматозоидов, требует участия в оплодотворении значительного числа сперматозоидов.

Второй этап оплодотворения характеризуется проникновением сперматозоидов сквозь прозрачную оболочку и накоплением их в околожелточном пространстве. Этот процесс является строго избирательным. В яйцо могут проникнуть сперматозоиды только „своего“ или близких видов.

Третий этап оплодотворения характеризуется проникновением сперматозоидов в протоплазму яйца. При этом завершается сложный процесс взаимной ассимиляции—диссимиляции половых клеток.

В своих работах И. И. Соколовская приводит снимки яйца кролика в различные этапы оплодотворения, в частности, момент слияния ядер сперматозоида и яйцевой клетки (рис. 26).

Весьма интересные наблюдения над процессом оплодотворения яиц кролика вне организма, несомненно, требуют еще многих дополнительных исследований.

На основании собственного опыта мы можем подтвердить сложность прижизненных наблюдений за процессом оплодотворения. Неоднократно наблюдая движение сперматозоидов в околожелточном пространстве яйца кролика, мы ни разу не могли уловить момент их проникновения в протоплазму яйца.

При наличии небольшого количества (5—8) сперматозоидов в околожелточном пространстве через некоторое время можно заметить мгновенное уменьшение их числа в пространстве на одного-двух и больше, что, повидимому, связано с проникновением сперматозоидов в протоплазму яйца.

О большом числе сперматозоидов, обнаруженных в яйцах кроликов, сообщает М. Я. Соловей, изучавшая результаты повторного искусственного осеменения. Об этом же говорит Н. В. Турбин, основываясь на опытах сотрудников.

Эти наблюдения убеждают нас в том, что в протоплазму яйца может проникнуть не один сперматозоид, а много.

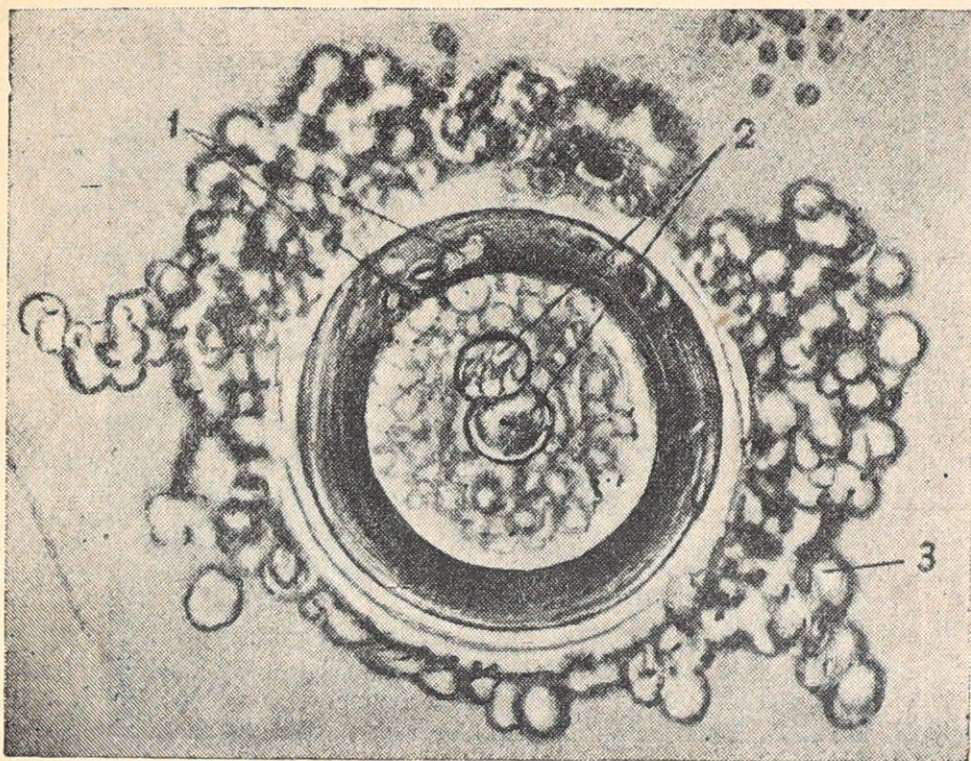


Рис. 26. Яйцо крольчихи в момент превращения в зиготу. Видны два направительных тельца в околожелточном пространстве (1), два сближающихся ядра в протоплазме яйца (2) и остатки клеток лучистого венца на прозрачной оболочке (3) (по И. И. Соколовской).

Принимая во внимание, что наблюдения за процессом оплодотворения яиц вне организма могут дать несколько искаженную картину, мы этот процесс пытались проследить у животных, убитых в различные периоды после спаривания.

Исследование яиц, обнаруженных в трубах, позволяет отметить, что у кроликов количество сперматозоидов, проникающих в яйцеклетку, значительно варьирует. Они обнаруживаются, главным образом, в околожелточном пространстве. Однако многие яйца, находящиеся на разных стадиях дробления, не содержали в околожелточном пространстве сперматозоидов, хотя их ядра обнаруживались на поверхности прозрачной оболочки.

В одном случае в протоплазме яйца кролика были обна-

ружены три ядра, из которых одно принадлежало яйцеклетке, а два других сперматозоидам (рис. 27).

Повидимому, проникновение различного числа сперматозоидов в яйцеклетку связано с явлением избирательности оплодотворения, установленным И. В. Мичуриным.

Отмечая явление полиспермии, мы еще раз убедились, что исследования в этом направлении весьма сложны. Прижизненные наблюдения за вымытыми из труб яйцами требуют последующего тщательного контроля.



Рис. 27. Яйцеклетка кролика. В протоплазме выделяются три ядра.

Иногда наблюдается проникновение через оболочку яйца лейкоцитов (белых кровяных шариков), которые обнаруживаются в околожелточном пространстве и четко выявляются на фиксированных и окрашенных препаратах (рис. 28).

Детально проследить процесс оплодотворения на серии последовательных микроскопических препаратов нам не удалось, однако некоторые выявленные факты в известной мере могут способствовать разрешению неясных вопросов как оплодотворения, так и дробления.

Среди яиц свиньи, а также кролика нами были обнаружены картины, повидимому, относящиеся к одной из фаз оплодотворения.

При явных признаках происшедшего оплодотворения в яйцеклетке не обнаруживались ни ядро, ни хромосомы. Хроматин находился в протоплазме клетки в рассеянном состоянии. Это можно трактовать как исчезновение ядра перед дробле-

нием. Академик В. В. Зеленский (1878 г.) наблюдал такое явление при исследовании яиц рыб.

О. Б. Лепешинская, также наблюдавшая исчезновение ядра при исследовании яиц севрюги, в своем известном труде о происхождении клеток из живого вещества дает глубокий анализ данного явления. Ее трактовка имеет принципиальное значение и в корне разрушает неправильные представления

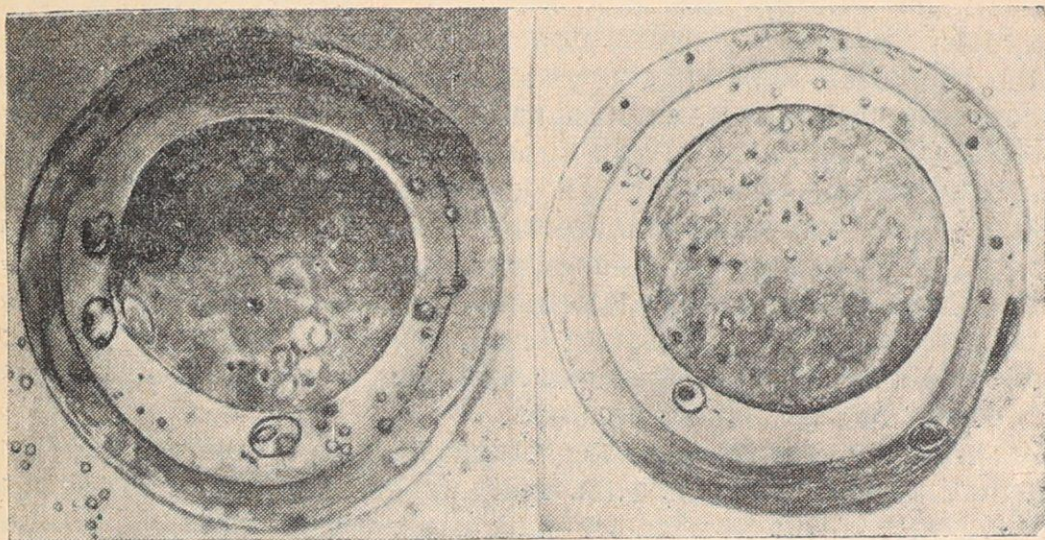


Рис. 28. Яйцеклетки кролика. В околожелточном пространстве обнаруживаются лейкоциты.

морганистов о хромосомной теории наследственности. Во время оплодотворения имеет место исчезновение хромосом, о постоянстве которых твердят морганисты.

Рассматривая яйца млекопитающих, мы тоже видим исчезновение ядра.

В свете новых данных об оплодотворении спорный вопрос о слиянии двух или больше ядер при оплодотворении уходит на второй план, как не имеющий особого значения.

В процессе оплодотворения принимают участие сперматозоиды, проникшие в яйцо, так как они ассимилируются в процессе оплодотворения, участвуя в дальнейшем развитии зародыша.

В настоящее время доказано, что при осеменении смешанной спермой среди приплода имеются животные, носящие одновременно характерные признаки двух отцов, что бесспорно подтверждает участие в оплодотворении многих сперматозоидов.

В связи с вышеизложенным возникает вопрос о количестве живчиков, обеспечивающих оплодотворение и нормальное развитие зародыша. При искусственном осеменении применяется дробление и разбавление спермы, поэтому разрешение данного вопроса имеет большое практическое значение.

В многочисленных исследованиях, касающихся оплодотворения, имеются указания, что чрезмерное уменьшение дозы спермы, так же как и слишком большие дозы, снижает оплодотворяемость. Этот факт уже был отмечен на первых этапах разработки метода искусственного осеменения сельскохозяйственных животных.

Наиболее полные экспериментальные исследования, проведенные во Всесоюзном институте животноводства В. К. Миловановым, И. И. Соколовской и М. Я. Соловей, доказали возможность избирательного сочетания половых клеток при оплодотворении и важность участия многих сперматозоидов, обеспечивающих возможность избирательности.

Процесс оплодотворения при искусственном осеменении кроликов различными дозами спермы был прослежен М. Я. Соловей. Кролики после покрытия вазектомированным самцом осеменялись малыми, оптимальными, и большими дозами сперматозоидов. Результаты осеменения определялись путем микроскопического исследования яиц, обнаруженных в трубах, свернутых спирально. Кролики убивались в разное время (от 2 до 48 часов) после осеменения.

Результаты этих опытов показали, что при осеменении малыми дозами наблюдается снижение оплодотворяемости и замедленный темп дробления яиц. При осеменении большими дозами скорее рассеиваются клетки лучистого венца, сперматозоиды быстрее проникают в яйцо и дробление протекает быстрее, чем при введении оптимальных доз. Однако при введении больших доз отмечена гибель некоторых зигот на ранних стадиях развития.

Таким образом, эмбриологические исследования устанавливают различие как в оплодотворении, так и дроблении яйцеклеток в зависимости от введения доз сперматозоидов. Повидимому, изменение темпа дробления зигот в яйцеводах нарушает дальнейшее развитие зародыша, отражается на имплантации в матке и приводит к гибели зародышей, так как при осеменении большими дозами сперматозоидов наблюдается снижение числа зародышей. Кроме этого, введение чрезмерного количества сперматозоидов вызывает изменения в матке, которые также нарушают нормальный процесс имплантации.

Опыты И. И. Соколовской показали, что оптимальная дозировка сперматозоидов для кролика имеет широкие пределы: от 100 миллионов до 100 тысяч. Изменение границ указанных пределов снижает оплодотворяемость и отражается на жизнеспособности приплода, крольчата рождаются более слабыми и менее жизнеспособными.

Опыты с осеменением чужеродной спермой показали, что в некоторых случаях наблюдается первое дробление, но затем зародыши гибнут.

Оплодотворение и дробление зиготы до двухклеточной

стадии получены при осеменении яиц кролика спермой крысы и морской свинки (О. В. Красовская). Первые стадии дробления получены при оплодотворении яйцеклетки козы сперматозоидами быка. В некоторых случаях в опытах Н. В. Логиновой такие оплодотворенные яйца имплантировались в матку и развивались дальше, но к концу плодношения козы абортывали. В противоположность отмеченному, яйцеклетки овцы даже при непосредственном контакте с активными сперматозоидами козла остаются неоплодотворенными.

В практике животноводства межвидовое скрещивание применяется весьма ограниченно. Удастся скрещивание осла и лошади, коровы и яка, но гибриды этих животных бесплодны. Анализ данного явления мало изучен.

Исследования, связанные с осеменением чужеродной спермой, в последнее время привлекли внимание, так как появились наблюдения, что при искусственном осеменении добавление чужеродной спермы повышает оплодотворяемость¹. Данное явление объясняют тем, что чужеродные сперматозоиды способствуют рассеиванию лучистого венца. Однако этим нельзя ограничить роль чужеродной спермы, введенной в организм, тем более, что рассеивание венца яйцеклеток у коровы и свиньи происходит очень рано и без участия сперматозоидов. Для объяснения установленных фактов требуются дальнейшие тщательные исследования.

Творческое развитие учения И. В. Мичурина об избирательности оплодотворения имеет большое значение для животноводства.

В первых опытах В. К. Милованова на кроликах было доказано действие закона избирательности оплодотворения у животных.

При осеменении кроликов породы шиншилла уравненной по числу сперматозоидов смесью семени двух самцов, один из которых был однопородный брат крольчихам, а другой — неродственный (аляска), В. К. Милованов получил преобладающее количество помесных крольчат от самца аляска. При осеменении смешанной спермой от шиншиллы и аляска у крольчихи породы аляска было получено больше крольчат помесной породы (шиншиллы).

Результаты этих опытов были подтверждены многими исследованиями, проведенными как на кроликах, так и на сельскохозяйственных животных — коровах и свиньях (М. П. Либизов и другие).

На развитие половых клеток у животных огромное влияние оказывают условия содержания производителей. В насто-

¹ И. И. Соколовская к сперматозоидам кролика добавляла сперматозоидов быка. Т. М. Козенко осеменял свиней, коров и овец смешанной спермой. Авторы получили хорошую оплодотворяемость.

ящее время доказано, что при спаривании животных, находящихся в различных условиях содержания, достаточно ярко выявляется избирательность оплодотворения, при этом повышается процент оплодотворяемости и приплод более жизнеспособен.

В последние годы животноводческой практикой доказана большая эффективность (для оплодотворяемости и повышения жизнеспособности приплода) осеменения животных смешанной спермой, а в свиноводстве двойного спаривания маток разными хряками (М. М. Лебедев и М. П. Либизов).

ДРОБЛЕНИЕ И РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША В ТРУБАХ

Оплодотворенная яйцевая клетка—зигота при наличии условий, необходимых для ее существования, вступает в период зародышевого развития.

Начальным этапом этого развития является деление или дробление зиготы с образованием первых клеток, называемых бластомерами.

Данные сравнительной эмбриологии показывают, что процесс дробления, как и дальнейшее развитие зародыша, у разных животных имеет свои особенности, объясняемые условиями существования вида ¹.

Остановимся на некоторых примерах дробления и ранних стадиях развития различных животных.

Дробление совершается внутри яйца, сохраняющего на ранних стадиях свои оболочки.

У некоторых беспозвоночных животных, например, у морского ежа, вскоре после оплодотворения зигота дробится на 2 клетки, которые затем делятся, образуя 4, 8, 16 и т. д. клеток. В результате первого этапа дробления образуется шаровидный зародыш, получивший название морулы. Необходимо отметить, что в процессе дробления увеличивается количество клеток, но величина их уменьшается. Вследствие этого зародыш на стадии морулы по объему не превышает зиготы, а разделившиеся клетки имеют почти одинаковую величину.

Указанный тип дробления является полным и равномерным. Этот тип дробления характерен для яиц, содержащих в протоплазме незначительное количество желтка, который равномерно распределен в теле клетки.

При дальнейшем дроблении внутри морулы образуется по-

¹ Г. А. Шмидт. Как развивается зародыш. Москва, 1952 г. В этой книге приведены основные данные о развитии беспозвоночных, низших позвоночных и млекопитающих животных.

лость, которая окружается клетками, расположенными в один ряд. Зародыш на этой стадии имеет вид пузырька, называемого бластулой.

В бластуле различают верхнюю часть—крышу и нижнюю—дно. Полость пузырька (бластоцель) заполняется жидкостью. При дальнейшем развитии в эту первичную полость тела проникают клетки, отделившиеся от стенки пузырька.

На следующей фазе развития происходит впячивание в полость стенки пузырька. Это впячивание происходит со стороны дна. В результате получается двуслойная чаша (рис. 29), в которой различается внутренний и наружный слой, или первые зародышевые листки. Эта стадия развития зародыша получила название гастролы.

И. И. Мечников показал, что у многих беспозвоночных животных наблюдается образование гастролы за счет выселения клеток, составляющих стенку бластулы, во внутреннюю полость пузырька.

Эмбриолог А. О. Ковалевский впервые весьма детально описал развитие хордового животного — ланцетника. Это исследование получило большую известность, и данные его приведены во всех учебниках по естествознанию.

Первый этап развития ланцетника — дробление проходит весьма сходно с выше описанным.

После образования гастролы у ланцетника происходит перемещение клеток (рис. 30), в результате которого образуется три зародышевых листка: наружный, средний и внутренний.

Кроме этого, на ранней стадии развития наблюдается выселение клеток между зародышевыми листками, образующих

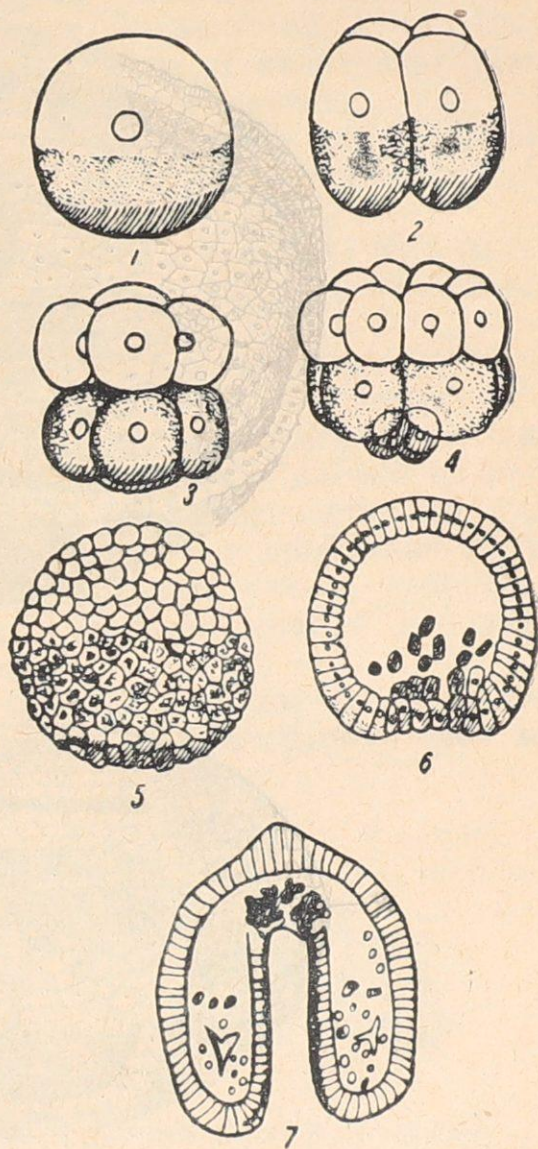


Рис. 29. Развитие морского ежа: 1 — яйцо, 2 — стадия 4 бластомеров, 3 — стадия 8 бластомеров, 4 — стадия 16 бластомеров, 5 — бластула, 6 — миграция клеток мезенхимы, 7 — гастрולה.

мезенхиму. Н. Ф. Кащенко доказал что в образовании мезенхимы принимают участие все три зародышевых листка.

Данные об образовании зародышевых листков очень важны, так как из зародышевых листков происходит формирование органов. Так, из наружного зародышевого листка образуется поверхностный слой кожи, нервная трубка, из которой развивается нервная система. Из внутреннего зародышевого листка раз-

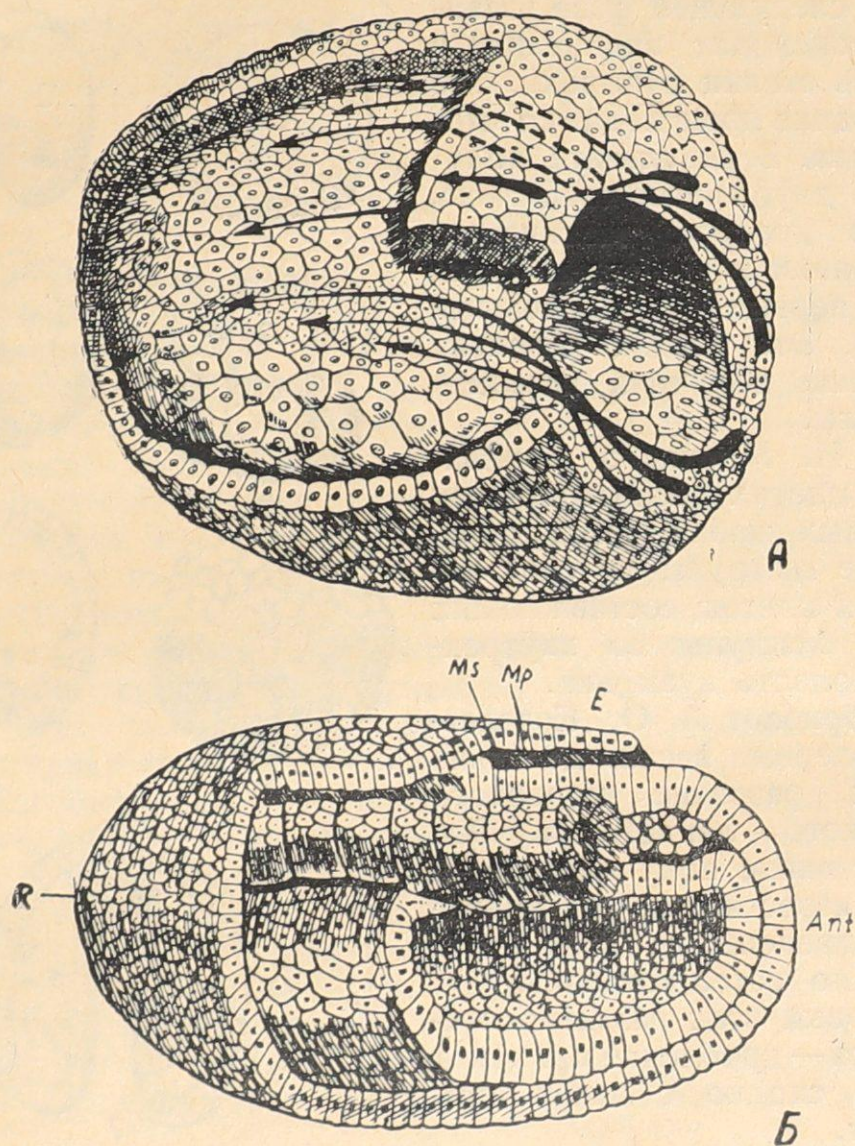


Рис. 30. Схема развития ланцетника (по А. А. Заварзину): А — перемещение зачаткового материала; Б — реконструкция личинки ланцетника (Ant — передний конец, R — задний конец, МР — нервная пластинка, Е — эктодерма, MS — мезодермальные сегменты).

вивается выстилка кишечника, дыхательных органов, а также образуются печень, поджелудочная железа. Из среднего зародышевого листка образуются мышцы тела и сердца, а

также мочеполовые органы. Мезенхима дает начало образованию скелета, кроветворным органам, а также соединительной ткани, проникающей при развитии зародыша во все его органы.

Указанных примеров достаточно для того, чтобы подчеркнуть значение эмбриональных листков для представлений о развитии зародыша.

Создание учения о зародышевых листках является большой заслугой наших отечественных эмбриологов А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова. Это учение устанавливает единство животных форм по эмбриональному развитию.

Разбирая процесс дробления и образование зародышевых листков, необходимо еще указать на некоторые особенности развития птиц.

Яйца птиц, как и некоторых других животных, весьма богаты питательными веществами, которые используются зародышем во время его развития в яйце.

В связи с наличием в яйце большого количества питательных веществ процесс дробления зиготы протекает иначе.

Дробление происходит на поверхности желтка, там, где обозначается зародышевый диск. Дробящиеся клетки на первом этапе занимают небольшой участок, распластанный под оболочкой на поверхности желтка. Этот тип дробления получил название дискодального. В результате такого дробления в яйцевой клетке сохраняется неразделившаяся огромная часть яйца, содержащая желток.

В области диска дробления наблюдаются последовательные изменения, которые также приводят к образованию трех зародышевых листков (рис. 31).

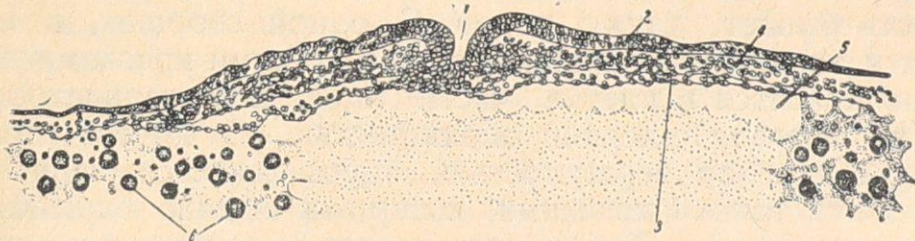


Рис. 31. Зародыш птицы на стадии первичной полоски. Поперечный разрез первичной полоски зародыша утки: 1— первичная полоска и ее углубление, 2— эктодерма, 3— энтодерма, 4— мезодерма, 5— белковая жидкость, 6— зерна желтка.

Одновременно формируются плодные оболочки зародыша. Из наружного листка образуется пузырь, окружающий зародыш — амнион, а внутренний листок окружает желток, в результате чего желток яйца оказывается размещенным в полости желточного мешка.

Исследования О. Б. Лепешинской показали, что желток

представляет собой не только питательный материал, но и живое вещество, которое при своем развитии преобразуется в клетки, идущие на построение зародыша.

В яйце птиц из желтка выделяются желточные шары, не имеющие строения клеток и являющиеся неклеточным веществом, состоящим из белковых тел, способных к обмену веществ и развитию. Из этих желточных шаров образуются клетки, которые в дальнейшем размножаются делением.

Изучая эмбриональное развитие птиц, О. Б. Лепешинская установила, что из желточных шаров, выпадающих в подэмбриональную полость, образуются клетки, которые, приближаясь друг к другу, дают внутренний зародышевый листок.

Кроме этого, желточные шары выпадают не только в подэмбриональную полость, но также из зародышевого вала в полость между наружными и внутренними листками.

Здесь, развиваясь в других условиях, желточные шары образуют первичные очаги кроветворения. Шар дает начало скоплению клеток. Из этого скопления клеток происходит кровяной островок (участок, где впервые развивается кровь).

Развитие протекает последовательно. Сначала шар растет, затем в нем происходит соединение гранул (стадия „сингранулы“), при этом образуется стенка будущего кровеносного сосуда. Внутри островка развиваются кровяные клетки. Островок превращается в кровеносный сосуд, наполненный кровью.

О. Б. Лепешинская проследила превращение желточных шаров в клетки не только у птиц, но и у земноводных (головастик лягушки).

Яйцо рыб (исследована севрюга) не имеет желточных шаров, но в желтке имеются желточные зерна.

О. Б. Лепешинская пишет:

„Другие наши исследования показали, что желточная зернистость бывает двух родов. С одной стороны, в желтке имеются зернышки, окрашивающиеся такими красками, какими обычно красятся в клетке части ядра. Эту зернистость мы условно называли ядерной зернистостью. С другой стороны, наряду с ядерной зернистостью, здесь имеется зернистость, красящаяся только красками, которыми обычно окрашивается цитоплазма клетки. Таковую зернистость мы обозначаем как цитоплазматическую.

Что же происходит дальше с этой двоякого рода зернистостью?

Среди массы желточных зерен скопляется цитоплазматическая зернистость, а в центре образовавшейся таким образом цитоплазмы собирается кучками ядерная зернистость. Кучки ядерной зернистости объединяются и превращаются в пузырьки; из этих последних образуются дольки ядер, а затем все ядро, которое в дальнейшем делится так, как делится ядро обычной клетки, т. е. непрямым делением. Весь этот процесс протекает

в вегетативной части яйца. Такова отчетливая картина образования клеток из зернистости и всего процесса образования клеток в яйце севрюги¹.

Приведенные новые данные об образовании клеток из желточных зерен и шаров при развитии рыб и птиц говорят о необходимости пересмотра некоторых основных положений классической эмбриологии. Одновременно возникают новые вопросы, непосредственно касающиеся развития млекопитающих животных, в яйцах которых обнаруживается сравнительно незначительное количество желточных зерен. Образуются ли из них клетки?

Сведения о ранних стадиях развития млекопитающих весьма ограничены. Это объясняется сложностью исследования яиц, дробление которых происходит в трубах.

Приступая к изложению соответствующих данных, мы прежде всего обратим внимание на некоторые особенности дробления и развития зародышей млекопитающих.

Дробление яиц высших млекопитающих является полным, и его относят к асинхронному (неодновременному) типу. Зигота дробится на два бластомера, которые затем делятся, но не одновременно. Вследствие этого наблюдаются стадии четного и нечетного числа клеток: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7.

Происхождение этого типа дробления связывают с приспособлением к живорождению в процессе эволюции¹.

Рассматривая прилагаемую схему (рис. 32), следует отметить, что при дроблении уменьшается величина бластомеров. После образования стадии, соответствующей моруле, в зародыше наблюдается разделение плотной клеточной массы на центральную часть — зародышевый узелок и поверхностный слой клеток, покрывающих этот узелок. Внутри клеточного шара образуется полость. Примерно на такой стадии зародыш из яйцеводов поступает в матку, где происходит его дальнейшее развитие.

Наружный слой клеток бластодермического пузырька (трофобласт), разрастаясь, образует наружную оболочку плодного яйца — хорион. Эта хориальная оболочка прикрепляется к слизистой оболочке матки, а у некоторых животных глубоко внедряется в слизистую матки.

Зародышевый узелок дает начало зародышевым листкам и внутренним оболочкам плода — амниону и желточному пузырю.

Характерной особенностью развития млекопитающих является раннее образование плодных оболочек.

Открытие К. Бэрм яиц у млекопитающих привлекло внимание ученых и положило начало исследованиям о дробле-

¹ Полагают, что изменение типа дробления связано с переходом от крупных, богатых желтком яиц, которые были у яйцекладущих предков млекопитающих, к мелким, бедным желтком.

нии и ранних стадиях развития млекопитающих. К началу нашего века уже накопился материал, касающийся, главным образом, лабораторных животных. Было изучено развитие белой мыши, морской свинки, кролика. Описаны некоторые данные о сельскохозяйственных животных. Однако в связи с тем, что многое оставалось неизвестным в отношении полового

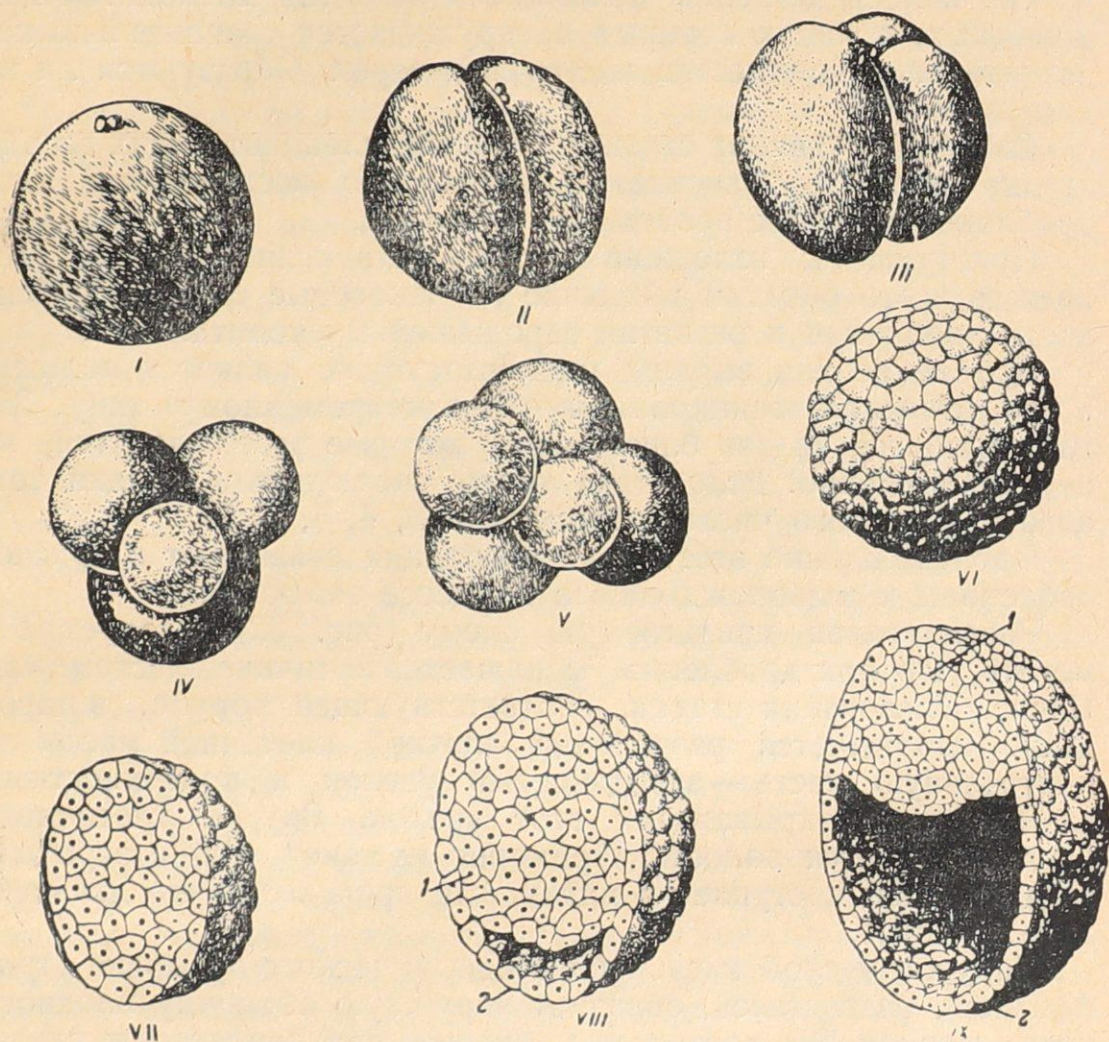


Рис. 32. Образование зародышевого (бластодермического) пузырька у млекопитающих (по А. Г. Шмидту): I—V — стадии дробления; VI—VII—морула; VIII—IX—разделение морулы на зародышевый узел (1) и наружный питающий слой — трофобласт (2).

цикла и овуляции у этих животных, старые исследования в известной мере теряют свою значимость, и только некоторые данные могут быть использованы в настоящее время. Для последующих эмбриологических исследований, помимо уточнения физиологии размножения, имело большое значение совершенствование гистологической техники и способов прижизненных наблюдений.

Ниже приведены конкретные данные о дроблении яиц

некоторых домашних млекопитающих, основанные на наблюдениях последнего времени.

Изложение этих данных представляется более удобным начать с животных, приносящих большой приплод (кролик, свинья). По этим животным, кроме процесса дробления, можно представить материалы о расположении яиц в трубах и о динамике (темпе) дробления.

Более полно дробление и ранние стадии развития изучены у кролика. Процесс дробления прослежен на яйцах, оплодотворенных вне организма, на яйцах, „вымытых“ из труб, и яйцах, обнаруженных непосредственно в трубах. Сопоставление различных исследований позволяет сделать более точные выводы.

Наблюдая процесс дробления яиц кроликов вне организма, О. В. Красовская отметила, что перед началом дробления значительно увеличивается объем яйца. Вследствие этого исчезает перивулярное пространство и растягивается оболочка яйцеклетки.

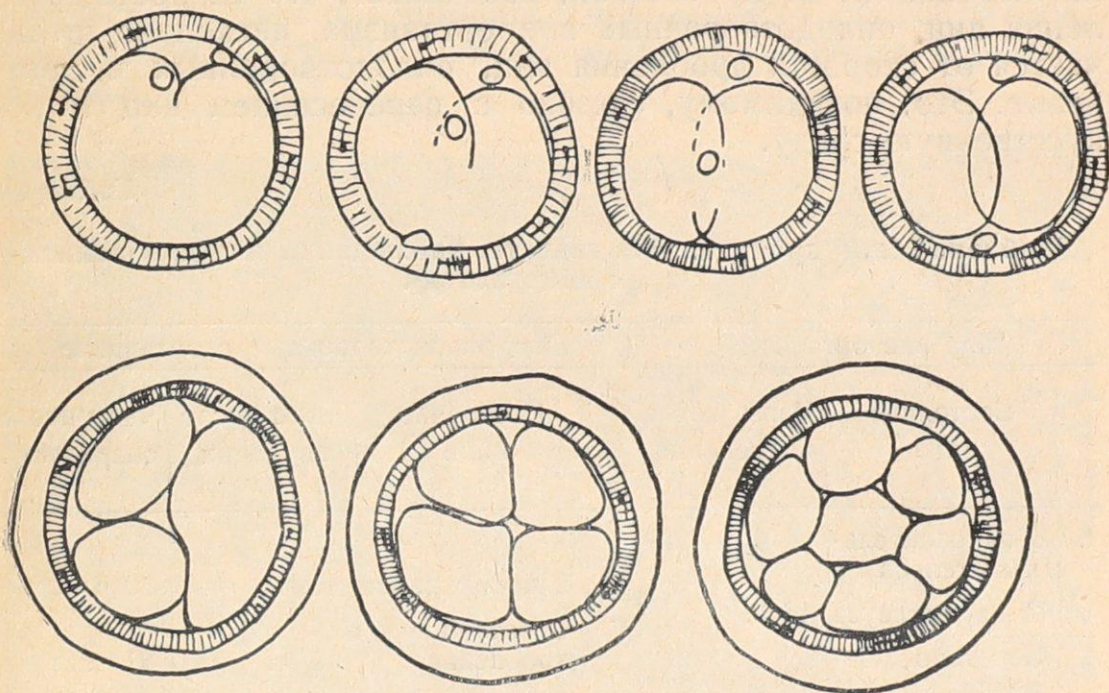


Рис. 33. Дробление яйцеклетки кролика (по О. В. Красовской).

Дробление яйца начинается через 16 часов 45 минут после введения сперматозоидов в среду, где находится яйцо. На анимальном полюсе яйца появляется впадина, которая постепенно углубляется. Это—первая борозда дробления. Появление впадины на вегетативном полюсе—второй борозды дробления—запаздывает. Затем обе борозды проходят через меридиан яйца, разделяя его на два бластомера (рис. 33). Дробление яйца на 2 бластомера протекает в течение 45 минут. Такая же картина дробления наблюдалась при исследовании яиц, из-

влеченных из труб кролика через 17 часов после спаривания.

Обращая внимание на более раннее появление борозды дробления на анимальном полюсе, О. В. Красовская объясняет это явление как сохранившуюся способность яйца к частичному дроблению, которая была утрачена в процессе эволюции.

Дальнейшее дробление бластомера происходит неодновременно, вследствие этого наблюдается стадия трех бластомеров. Эти бластомеры в свою очередь делятся, образуя четыре, а затем больше клеток (рис. 33). Перед дроблением бластомеры увеличиваются в объеме.

Во время дробления направительные тельца располагаются на анимальном полюсе яйца и лежат рядом, однако в некоторых случаях наблюдается перемещение одного из телец на вегетативный полюс.

Особый интерес представляют данные о том, как во времени протекает процесс дробления.

Прилагаемая таблица 8, составленная нами на основании наблюдений О. В. Красовской, показывает, что скорость дробления яиц, оплодотворенных вне организма, несколько отличается от скорости дробления яиц, оплодотворенных в организме. Это, повидимому, связано с перенесением яиц в искусственную среду.

Таблица 8

Дробление яиц кролика. (Результаты наблюдений над дроблением трех яйцеклеток).

Яйцо №	Яйца вне организма		Яйцо №	Яйца, оплодотворенные в организме		
	Состояние яйца	Часы после осеменения		Состояние яйца	Часы после овуляции	Часы после спаривания
8	2 направительных тельца	5 ч. 20 м.	10	2 пронуклеуса	10 ч.	20 ч.
"	2 пронуклеуса	13 ч.	"	Веретено дробления	11 ч.	21 ч.
"	Веретено дробления	15 ч.	"	Образование борозды дробления на анимальном полюсе	12 ч. 10 м.	22 ч. 10 м.
"	Образование борозды дробления на анимальном полюсе	16 ч. 40 м.	"	Образование углубления на вегетативном полюсе	12 ч. 20 м.	22 ч. 20 м.
"	Образование борозды дробления на вегетативном полюсе	17 ч. 16 м.	"	Разделение на 2 бластомера	13 ч.	23 ч.
"	Разделение на 2 бластомера	17 ч. 30 м.	"	3 бластомера	18 ч.	28 ч.

Яйца вне организма			Яйца, оплодотворенные в организме			
Яйцо №	Состояние яйца	Часы после осеменения	Яйцо №	Состояние яйца	Часы после овуляции	Часы после спаривания
1	4 бластомера	20 ч.	„	4 бластомера	18 ч. 10 м.	28 ч. 10 м.
„	6 бластомеров	23 ч.	„	4 бластомера	19 ч.	29 ч.
„	8 бластомеров	25 ч.				
„	10 бластомеров	27 ч.	7	4 бластомера	21 ч.	31 ч.
„	12 бластомеров	29 ч.	„	6 бластомеров	26 ч.	36 ч.
„	28 бластомеров	46 ч.	„	8 бластомеров	30 ч.	40 ч.

Данные, приведенные в таблице, показывают, что от момента встречи половых клеток до начала дробления (образования борозды дробления) проходит 15—16 часов. Дробление протекает быстро. Через 13—17 часов после осеменения наблюдается стадия двух бластомеров, а дробление от стадии четырех бластомеров до стадии 28 бластомеров совершается в течение 26 часов.

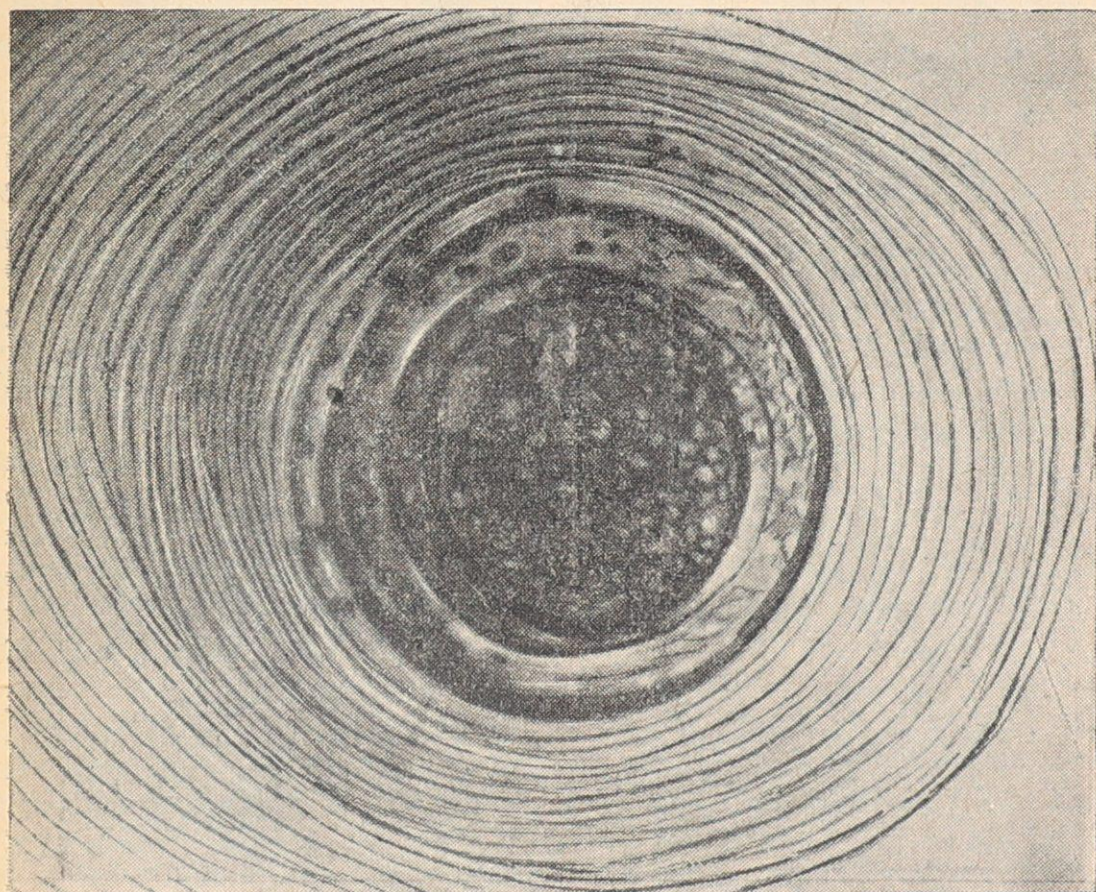


Рис. 34. Яйцеклетка кролика, окруженная слоистой белковой оболочкой.

Приведенные данные о дроблении яиц кролика вне организма интересно сопоставить с наблюдениями о дроблении яиц непосредственно в трубах.

Согласно нашим наблюдениям, яйцевые клетки кролика находятся в трубах в течение 72—75 часов. После указанного срока они перемещаются в рога матки.

У кролика во время передвижения по трубам яйца покрываются белковой оболочкой, которая образует вокруг яйца мощный слой, значительно увеличивающий его диаметр. Эта оболочка из белка покрывает как оплодотворенные, так и неоплодотворенные яйца. На микроскопических препаратах оболочка имеет слоистый характер (рис. 34). Иногда в трубах обнаруживаются яйца, имеющие одну общую белковую оболочку. Мы наблюдали такие парные яйца, причем одно из них находилось в стадии дробления, другое было неоплодотворено (рис. 35). Надо полагать, что подобные отклонения в развитии белковой оболочки снижают оплодотворяемость яиц и задерживают их перемещение по трубе.

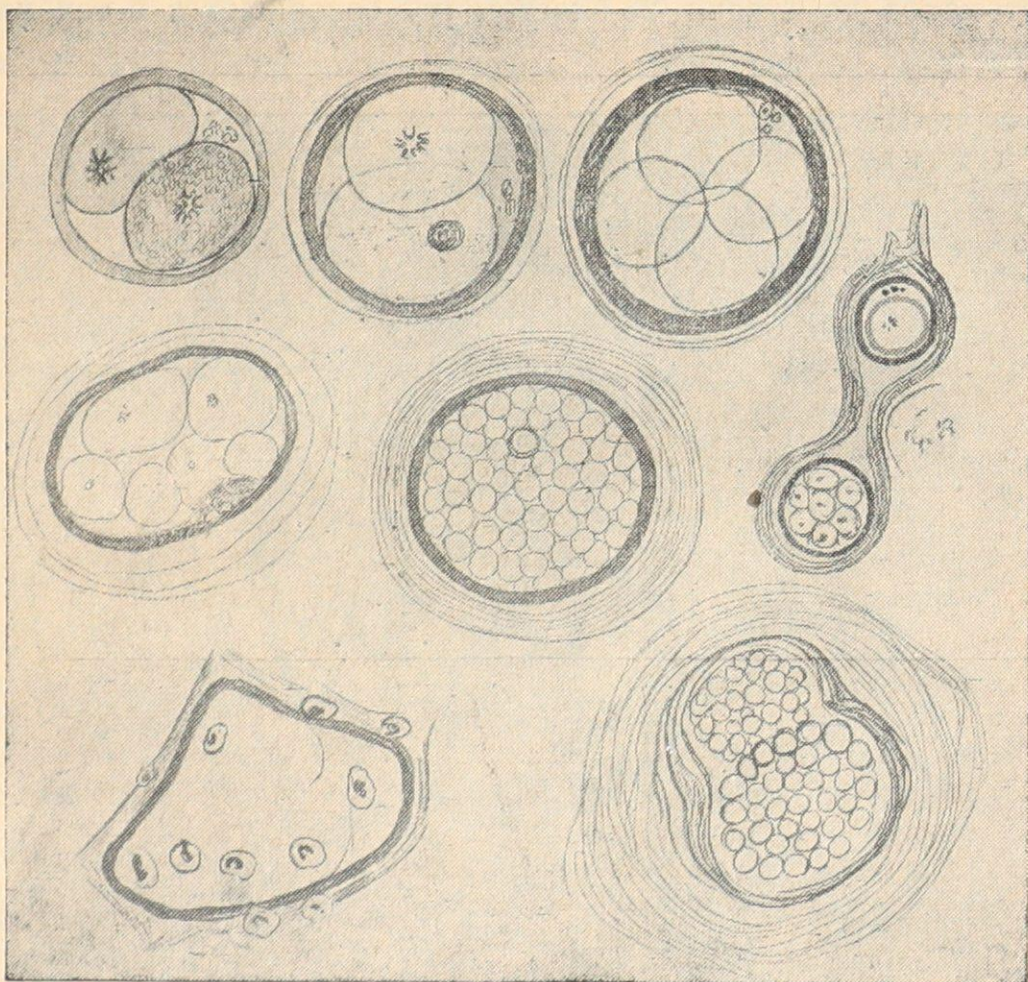


Рис. 35. Дробление яйцеклеток кролика.

Наши исследования, проведенные на кроликах (шиншилла и аляска), убитых в различные сроки после спаривания, показали, что яйца, обнаруженные в трубах у каждого животного, находятся на разных, но близких стадиях дробления.

У кроликов, убитых через 17—18 часов после спаривания (т. е. через 6—8 часов после овуляции), яйца находятся в различных фазах оплодотворения. Дробления еще нет.

Период между 20—25 часами после спаривания характеризуется началом дробления. У животных, убитых через 26—27 часов после спаривания (14—17 часов после овуляции), основная масса дробящихся клеток находится в стадии двух бластомеров, но встречаются клетки в фазе оплодотворения, в стадии трех и четырех бластомеров.

У животных, убитых через 40—42 часа после спаривания (28—32 часа после овуляции), обнаруживаются яйца в стадии до 12 бластомеров.

Далее количество бластомеров увеличивается. У кроликов, убитых через 33—40 часов после овуляции, насчитывается 16—14 бластомеров, а через 54—56 часов после овуляции обнаруживаются яйца в стадии до 24 бластомеров.

Через 72 часа после спаривания (60—62 часа после овуляции) яйца кроликов находятся в стадии бластулы (дробящиеся клетки состоят из 32 и более бластомеров).

Через 75 часов после спаривания яйца в трубах не обнаруживаются, они поступают в рога матки.

Большинство яиц, находящихся в различных стадиях дробления, имеют шаровидную форму, однако встречаются яйца овальной формы.

Исследуя ранние стадии дробления яиц, мы могли подтвердить наблюдения О. В. Красовской, что первые бластомеры отличаются по своей величине. Кроме этого, наблюдались картины, свидетельствующие о различном темпе их дробления.

На рис. 35 изображены два яйца, находящиеся в стадии двух бластомеров. В одном яйце оба бластомера находятся в одной и той же фазе деления. Надо полагать, что в результате деления этих бластомеров следующей стадией будет четырехклеточная. В другом яйце оба бластомера находятся в разных фазах деления, и в этом случае образуется стадия трех бластомеров.

Во время дробления наблюдается различное положение направительных телец. В некоторых случаях они остаются на анимальном полюсе яйца, в других одно из направительных телец перемещается на вегетативный полюс, располагаясь между дробящимися клетками (рис. 36). Повидимому, расположение их в процессе дробления не имеет особого значения.

После многократных делений величина бластомеров выравнивается.

На рис. 35 изображен зародыш в стадии морулы. В таком состоянии яйца кролика поступают в матку.

В процессе дробления встречаются отклонения. В одном случае в яйце кролика дробящиеся клетки образовали два соприкасающихся клубка. Эта картина, повидимому, представляет одну из ранних и возможных стадий однойяйцевых близнецов (рис. 35).

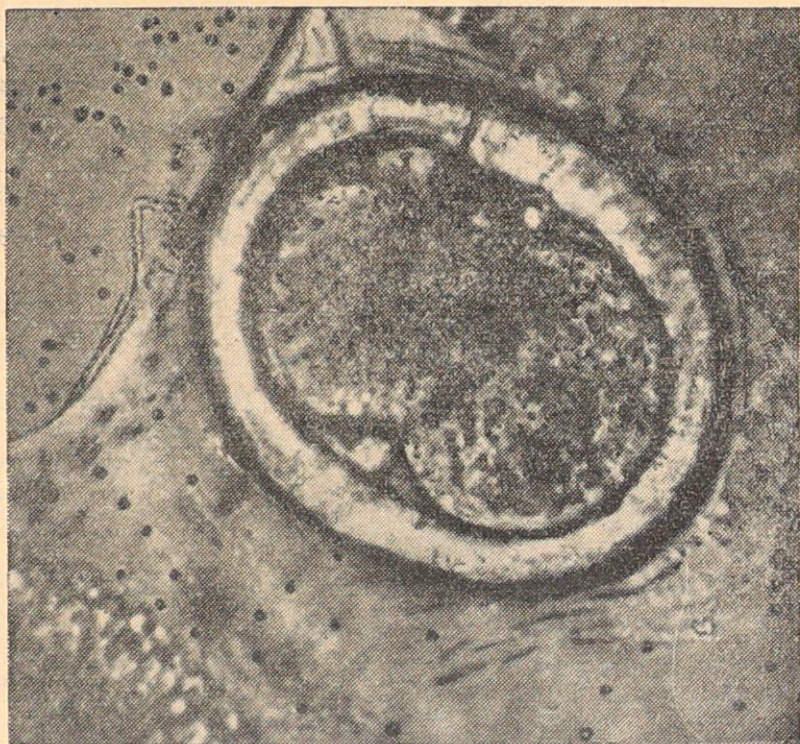


Рис. 36. Яйцо кролика в стадии двух бластомеров. Направительные тельца располагаются на разных полюсах.

Обычно среди оплодотворенных яиц в трубах обнаруживается некоторое количество неоплодотворенных, находящихся в состоянии гибели. Гибель яиц может произойти на разных стадиях дробления, причем обычно такие яйца окружены лейкоцитами. Лейкоциты обнаруживаются в околожелточном пространстве и между бластомерами. Данное явление следует отнести к патологии раннего развития, подлежащей специальному изучению.

В яичниках кроликов, а также свиней и некоторых других животных, описаны многояйцевые фолликулы. Один фолликул содержит не одно яйцо, как обычно, а два, иногда больше. В литературе высказано без всяких оснований предположение, что эти яйца неполноценны и не оплодотворяются.

В опровержение этого мнения можно привести случай, когда у кролика овулировал только один фолликул, а в яйцевом

были обнаружены два дробящихся яйца. Этот факт, а также другие наблюдения, когда в трубах обнаруживается число оплодотворенных яиц большее, чем число овулировавших фолликулов, указывают, что яйца, созревающие в многояйцевых фолликулах, способны к оплодотворению.

Дробление яиц у свиньи протекает весьма сходно с этим процессом у кролика, но яйца свиньи не имеют белковой оболочки. Прилагаемые фотографии демонстрируют ранние стадии дробления яиц свиньи (рис. 37).

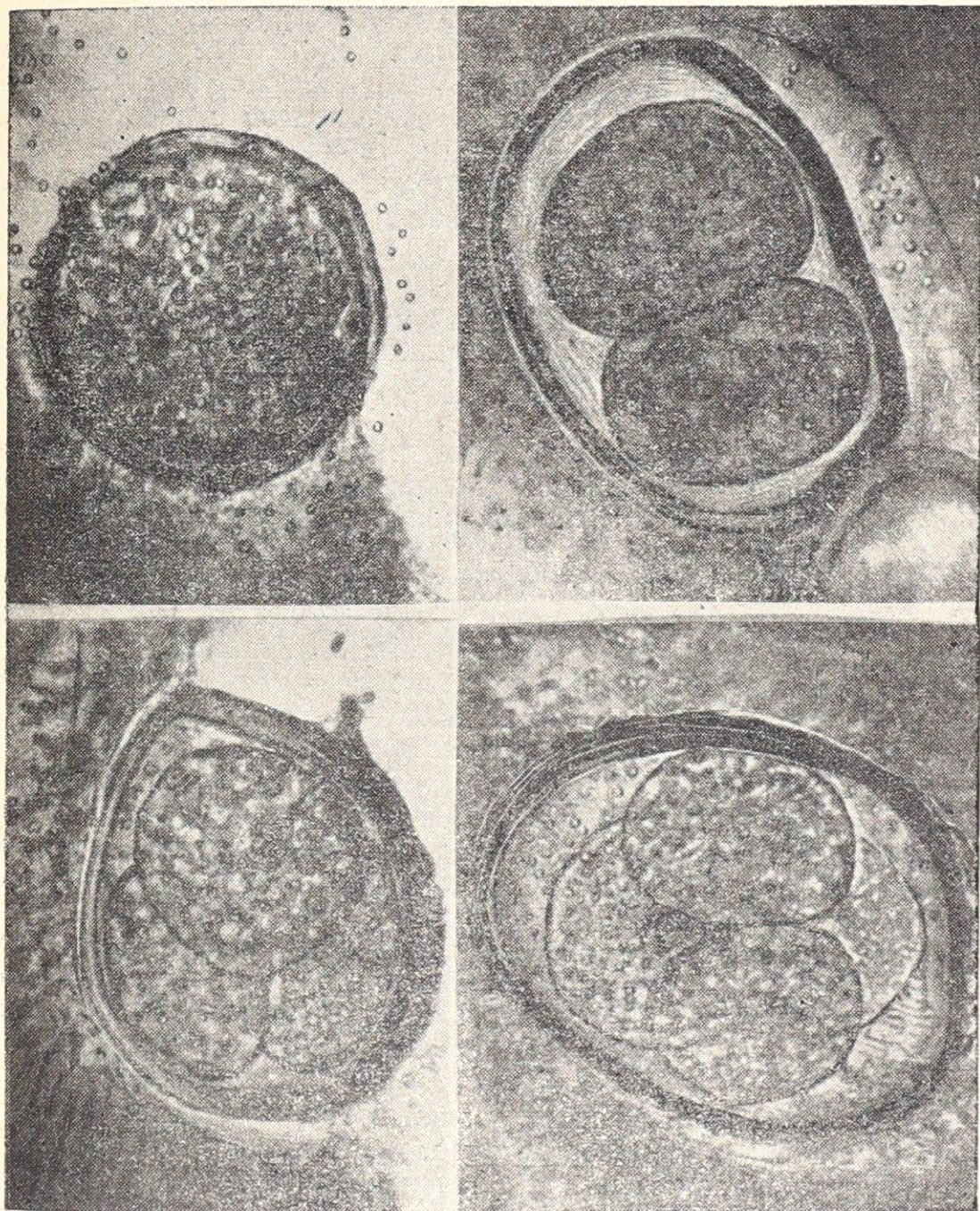


Рис. 37. Дробящиеся яйцевые клетки свиньи.

Первые бластомеры различной величины; они находятся в разных фазах деления, в результате чего можно наблюдать стадию трех бластомеров. Однако дробление двух первых бластомеров иногда совершается одновременно с образованием четырех бластомеров. Дальнейшее дробление дает 5, 6, 7, 8 и 9 бластомеров, причем наблюдается различное расположение, состояние и количество направительных телец.

Изучая половые клетки свиньи, коровы, кролика, А. В. Квасницкий установил у каждого из упомянутых животных большую изменчивость величин половых клеток, указывающую на их неравноценность и разнокачественность. Повидимому, в связи с этим наблюдаются различные варианты в темпе дробления яйцеклеток. Разрешение этого вопроса требует постановки специальных экспериментов с пересадкой в трубы другой самки яиц на разных стадиях дробления с последующим наблюдением за приплодом.

На основании наших наблюдений можно отметить, что у свиньи оплодотворенные яйца в трубах обычно находятся в одинаковых или близких стадиях дробления.

Так, при обнаружении в трубах яиц, находящихся в одной из фаз оплодотворения, у свиньи, так же как и у кролика, можно одновременно наблюдать яйца в стадиях двух, трех и четырех бластомеров.

В отношении кролика известно, что от момента появления первого веретена дробления до образования двух бластомеров проходит $2\frac{1}{2}$ часа, а четырех бластомеров—5—6 часов. В связи с этим можно предположить, что у кролика, а также у свиньи, поступление яиц в трубы совершается неравномерно, что может быть объяснено неодновременной овуляцией и различным расположением фолликулов в яичниках.

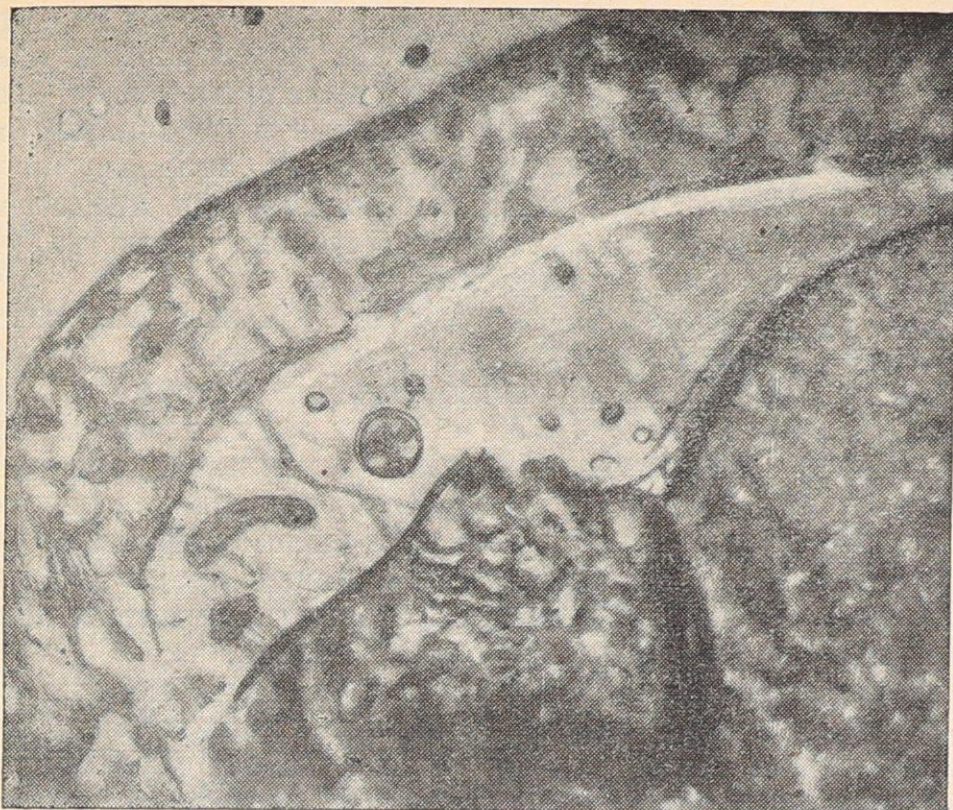
Однако анализ данных о распределении яиц в трубах (см. табл. 7) показывает, что яйца, лежащие ближе к рогу матки, находятся иногда в более поздних стадиях развития, чем другие яйца, поступившие в яйцевод позже.

Эти материалы говорят о том, что процесс оплодотворения во времени протекает различно. Более раннее проникновение в яйцо сперматозоидов можно объяснить явлением избирательности оплодотворения.

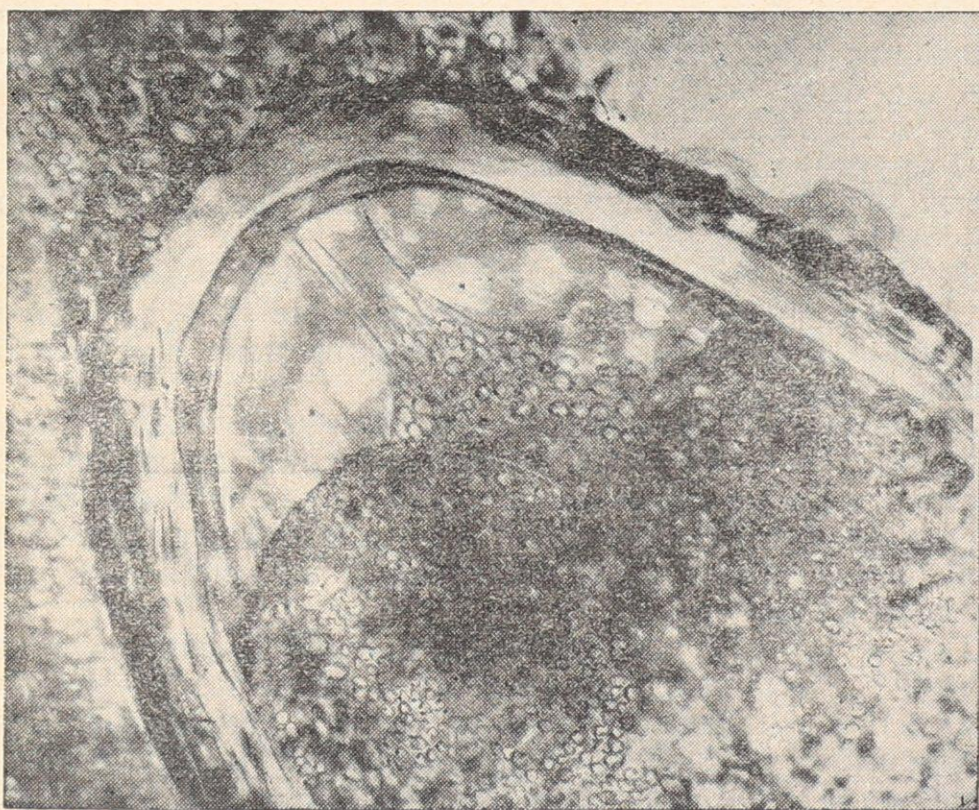
В связи с открытием О. Б. Лепешинской образования клеток и кровяных островков из желточных шаров при развитии яиц птиц, приобретают особое значение исследования ранних стадий развития млекопитающих, начиная с процесса дробления.

Результаты наших исследований в этом направлении можно представить в следующем виде.

Среди дробящихся яиц свиньи и кролика (рис. 38) на стадии двух бластомеров в клетках остается отделенное от околожелточной щели небольшое пространство, имеющее нежную



А



Б

Рис. 38. Яйца кролика (А) и свиньи (Б) на стадии двух бластомеров. Измененные желточные зерна между бластомерами.

структуру в виде тонкой плазматической сеточки, в которой выделяются желточные гранулы. В некоторых из них обнаруживаются мелкие зерна, окрашивающиеся основными красками. Данные образования, расположенные в цитоплазме яйца, не имеют отношения ни к направительным тельцам, ни к ядрам сперматозоидов. Возможно, эти образования представляют одну из ранних стадий перестройки живого вещества, участвующего в построении тканей зародыша.

Используя, главным образом, яйца кролика, мы пытались проследить за изменениями, происходящими в указанных участках желтка во время последующих стадий дробления. Исследования показали, что на стадиях трех, четырех, восьми blastomerov сохраняются участки цитоплазмы, содержащие измененные зерна желтка. Дальнейшее наблюдение вследствие увеличения количества blastomerov было затруднено, и вопрос остался неразрешенным. В настоящее время в этом направлении проводится дальнейшее специальное цитологическое исследование с применением новых методик.

Изучение процесса дробления яйцеклеток у коровы и овцы более сложно, чем у свиньи и кролика. У животных, приносящих большой приплод, при исследовании труб обнаруживается одновременно несколько яиц. У коровы же овулирует обычно один, реже—два фолликула. В связи с этим для уточнения данных о дроблении и ранних эмбриональных стадий развития требуются исследования, проведенные на большом количестве животных. Для исследований необходимы нормальные здоровые животные, подбор которых по понятным причинам затруднен.

С другой стороны, ректальное исследование у коров позволяет точнее, чем у других животных, определить момент овуляции и возраст зародыша.

До наших первых исследований (1940 г.) в литературе были описаны только два дробящихся яйца коровы, случайно извлеченные из труб. К настоящему времени имеются более полные данные.

Установлено, что у коров яйца в трубах обнаруживаются в течение 96—100 часов после овуляции, причем выяснена динамика передвижения яиц в трубах (табл. 6 на стр. 60).

Одновременно на серийных срезах, изготовленных из яйцеводов коров, обнаружены яйцеклетки, находящиеся в различных состояниях.

Так, у коровы, убитой через 6 часов после овуляции и через 2 $\frac{1}{2}$ часа после осеменения, в трубе были найдены две яйцеклетки в момент встречи их со сперматозоидами. Оба яйца содержали по одному направительному тельцу и довольно крупному ядру с ясно выраженной оболочкой. Протоплазма клеток содержала крупные зерна желтка. Прозрачная оболочка клеток почти по всей поверхности была свободна от фол-

ликулярного эпителия. Сперматозоиды находились вблизи оболочки яйца.

У второй коровы, убитой тоже через 6 часов после овуляции, но осемененной значительно раньше, в трубе было обнаружено яйцо, имеющее два пронуклеуса. Оболочка яйца была также свободна от фолликулярного эпителия. Эти данные указывают, что яйца коровы вскоре после овуляции освобождаются от клеток бугорка и теряют венец.

Во время прохождения по яйцеводу яйца коровы не покрываются белковой оболочкой¹.

Дробление яиц у коров начинается вскоре после оплодотворения. По нашим данным, через 46—48 часов после овуляции и осеменения в трубах обнаруживаются яйца в стадии двух бластомеров. Через 70—72 часа наблюдаются яйца в стадии трех и четырех бластомеров. Через 84 часа в яйце насчитывается 6—8 бластомеров, а через 96 часов после овуляции найдено в трубе яйцо в стадии морулы. Примерно такие же

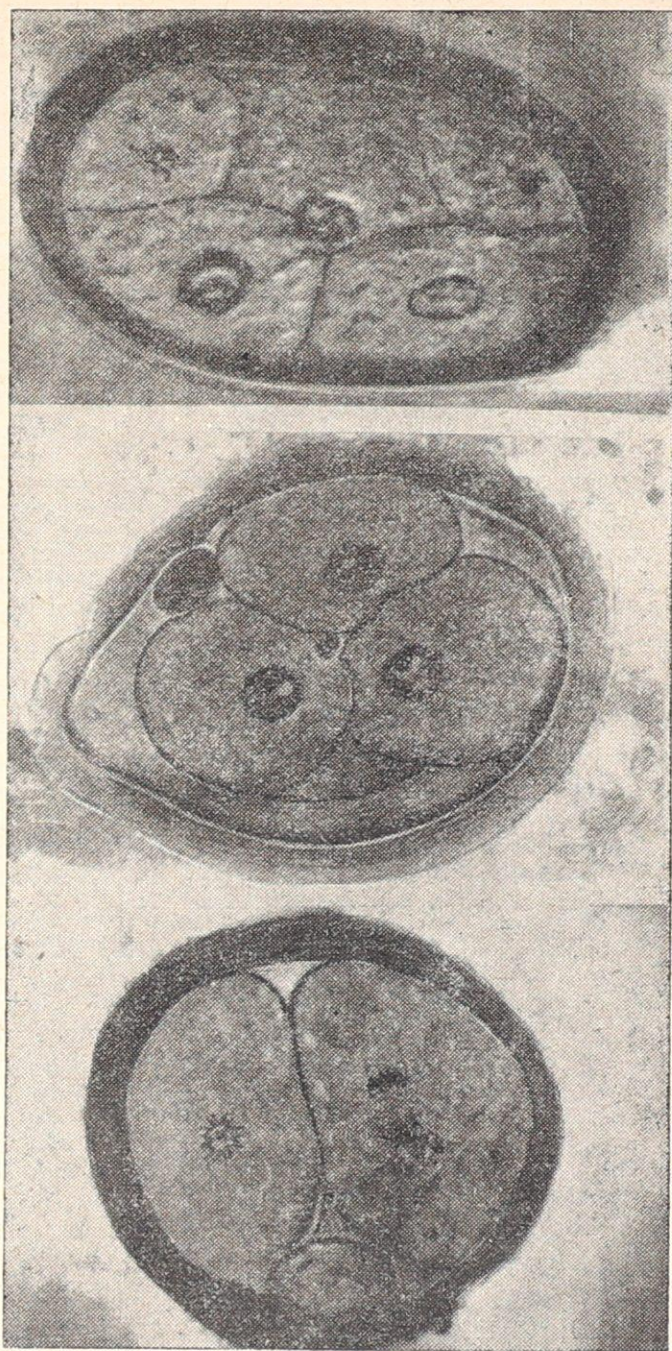


Рис. 39. Дробящиеся яйца коровы после овуляции: через 48 часов (2 бластомера); через 72 часа (3 бластомера) и через 84 часа (6 бластомеров).

¹ Вопрос о белковой оболочке подлежит пересмотру. Принято считать, что эта оболочка отсутствует в яйцах коровы, свиньи, овцы и многих других животных. Однако наши исследования последнего времени показывают, что во время прохождения яиц по трубам наблюдаются изменения в их прозрачной оболочке, возможно, связанные с поверхностным наслоением и уплотнением белкового секрета.

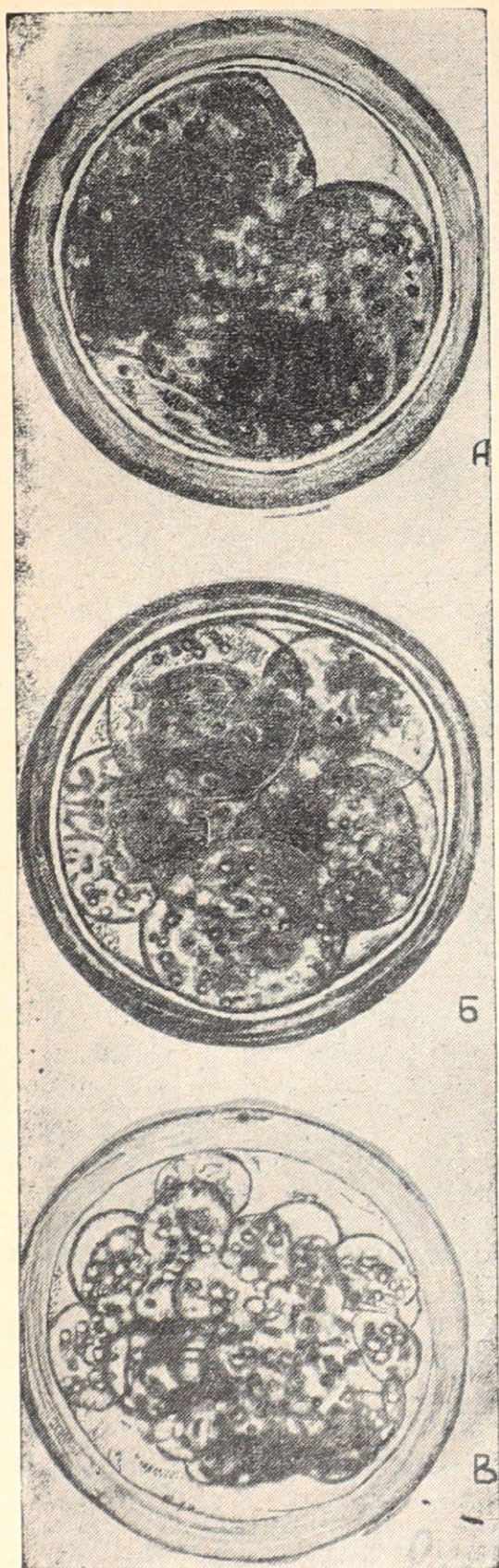


Рис. 40. Дробление яйца коровы: А — двухклеточный зародыш; Б — семиклеточный зародыш; В — пятнадцатиклеточный зародыш (по Г. А. Шмидту).

сроки дробления указаны в эмбриологии Г. А. Шмидта (1952 г.) Двухклеточная стадия найдена через 48—50 часов после овуляции, шестиклеточная — через 62 часа, а восьмиклеточная — через 64 часа.

Дробление яиц коровы протекает по асинхронному типу (рис. 39 и 40). Остановимся на описании отдельных стадий.

Яйцо коровы, убитой через 48 часов после овуляции, имеет 2 бластомера (рис. 39). В этом яйце обнаруживаются два направительных тельца, расположенные под прозрачной оболочкой. Оба бластомера почти одинаковой величины. Они плотно прилегают друг к другу. Протоплазма бластомеров зерниста, причем можно отметить неравномерность распределения гранул. Более крупные зерна обнаруживаются у краев клеток, примыкающих к направительным тельцам. Оба бластомера находятся в разных фазах митоза. Один бластомер в стадии метафазы, у второго хромосомы разошлись уже к полюсам клетки. В данном случае выступает асинхронность дробления, в результате которого возможно образование трехклеточной стадии.

Подобная стадия дробления обнаружена у коровы, убитой через 72 часа после овуляции (рис. 39). Яйцо свободно лежит в полости трубы, только одним своим краем примыкая к складке слизистой. Оно имеет несколько вытянутую форму, содержит два направительных тельца и три бластомера. Кроме этого, в яйце между довольно широкой оболочкой и бластомерами остаются пространства, наполненные желт-

ком. Направительные тельца изменены и представляются в виде гомогенных образований. Бластомеры почти одинаковой величины и имеют овальную форму. Протоплазма бластомеров зерниста, но и в этом случае можно отметить, что более крупные гранулы расположены вблизи направительных телец. Ядра бластомеров слегка овальные, содержат глыбки хроматина и ядрышко. Клетки находятся в стадии интеркинеза (между делением).

Яйцо на стадии 6 бластомеров имеет овальную форму в связи с расположением бластомеров. Бластомеры лежат близко друг к другу, причем края их на месте соприкосновения несколько сплюснуты. Протоплазма бластомеров зерниста. Направительные тельца в виде гомогенных образований остаются видимыми под оболочкой. Яйцо лежит свободно в полости трубы. Оно по величине несколько больше, чем предыдущие яйца. Прозрачная оболочка сохранена и окружает яйцо.

Яйцо в более поздней стадии дробления, обнаруженное у коровы, убитой через 96 часов после овуляции, находилось в состоянии морулы. Это яйцо прошло почти весь путь по яйцеводу и готово вступить в начальную часть рога матки. В нем обнаружены бластомеры, содержащие зерна. Бластомеры небольшие и близко прилегают друг к другу. Яйцо в этой стадии сохраняет прозрачную оболочку, но она сильно истончена.

Параллельный анализ состояния неоплодотворенных яиц, обнаруженных у ряда коров, убитых в различные часы после овуляции, показывает, что морфологические изменения в яйце начинаются сравнительно рано. Прежде всего неоплодотворенное яйцо содержит одно направительное тельце, которое так же, как и в оплодотворенном яйце, вскоре принимает вид гомогенного образования. Яйцо первое время имеет хорошо выраженную оболочку, но затем оболочка становится более гомогенной. Яйцо, сохраняя шаровидную форму, уже через 72 часа несколько уменьшается в объеме: ядро сморщивается, протоплазма принимает крупнозернистый вид. В таком состоянии яйцо попадает в матку, где совершается его дальнейшее разрушение, в котором видная роль принадлежит лейкоцитам.

Данные о дроблении яиц овец представлены в результате исследований яйцеклеток, полученных путем вымывания труб.

Основные материалы известны благодаря работам А. И. Лопырина и Н. В. Логиновой, проведенным в Ставропольском научно-исследовательском институте овцеводства и козоводства. Изучая ряд важных вопросов о размножении овец, авторы, вскрывая брюшную полость овец во время течки, достаточно точно определяли момент овуляции, а затем, промывая трубы, извлекали оплодотворенное яйцо.

В результате этих опытов установлено, что у овцы первое дробление зиготы начинается через 20—24 часа после овуляции. Зиготы, извлеченные из яйцеводов через 24 часа после

овуляции, находились в состоянии двух бластомеров (рис. 41). Через 16 часов после этого срока, т. е. через 40 часов после овуляции, начинается второе дробление. обычно одного из бластомеров. Затем скорость дробления увеличивается. Через 60—72 часа уже наблюдается стадия 7—9 бластомеров (рис. 41).

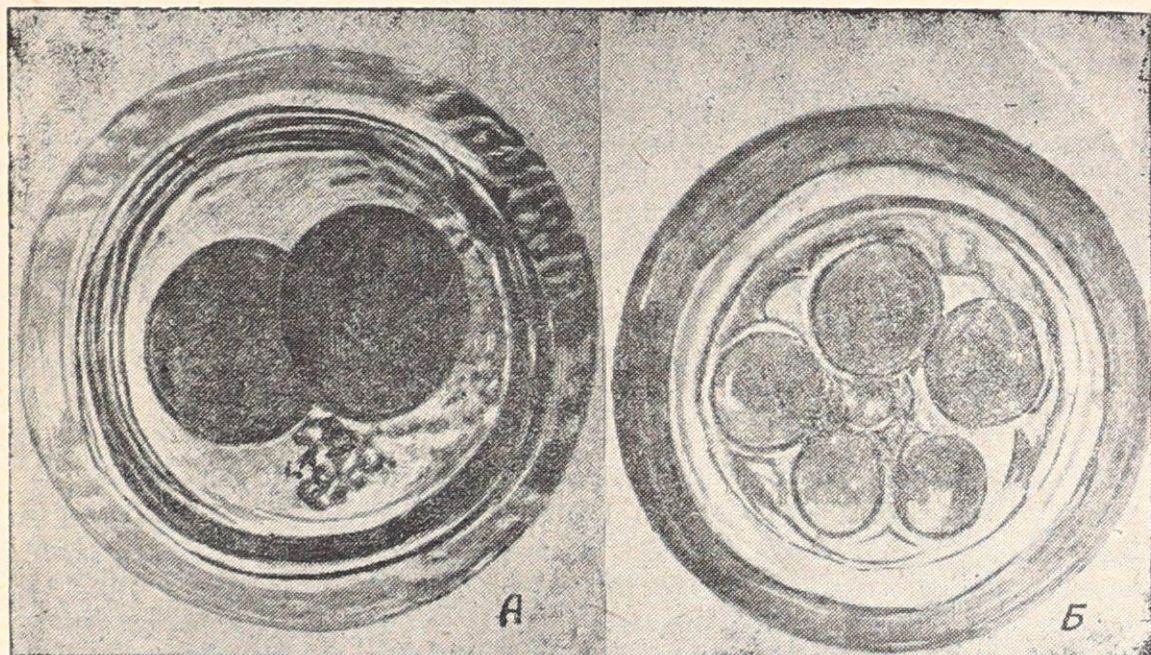


Рис. 41. Дробление яйцеклеток овцы: А — дробящаяся зигота, извлеченная из яйцевода через 24 часа после овуляции; Б — дробящаяся зигота, извлеченная из яйцевода через 72 часа после овуляции (по А. И. Лопырину и П. В. Логиновой).

В. К. Милованов в своей книге „Искусственное осеменение сельскохозяйственных животных“ (1940 г.) приводит данные о дроблении яиц у овец, которые в известной мере совпадают с вышеприведенными. Зиготы, извлеченные из труб через 42 часа после овуляции, находились в 4 — 8-клеточной стадии, а через 77—96 часов после овуляции в стадии 32 клеток яйцо поступало в матку.

Наши материалы о дроблении яиц овец включали данные о 15 зиготах, находящихся в различных стадиях дробления. Препараты погибли во время войны, но в уцелевших заметках отмечено, что в конечном отделе яйцеводов, на месте их перехода в рога матки, были обнаружены яйцеклетки в стадии не выше 14 бластомеров. Надо полагать, что в указанном виде яйца поступают в рог матки. У овец были обнаружены также стадии трех и четырех бластомеров.

Как видно из изложенного, наука к настоящему времени пока обладает еще весьма ограниченными сведениями о первом и наиболее раннем „трубном“ периоде развития домашних млекопитающих.

У коровы и овцы общее количество дробящихся яиц, обнаруженных на препаратах, изготовленных из яйцеводов, исчисляется десятками. В отношении лошади точные данные отсутствуют. Еще мало изучены вопросы физиологии дробления яиц млекопитающих и нормальные условия, обеспечивающие этот процесс.

Однако сопоставление данных позволяет сделать некоторые общие выводы.

У рассмотренных животных период развития зародыша в яйцеводах продолжается в течение 3—4 дней. Дробление протекает в отделе трубы, прилежащей к рогу матки.

В период оплодотворения и во время дробления питание зародыша совершается за счет желтка, заключенного в яйцевой клетке. В обмене веществ принимают участие также сперматозоиды, проникшие в яйцо. Кроме этого, нет оснований отрицать питательное значение секретов яйцевода. У некоторых животных (кролик, лошадь) за счет этих секретов появляется белковая оболочка в виде прохориона, обеспечивающая питание яйца до периода образования плодных оболочек.

Во время первых дроблений не вся протоплазма яйцеклетки переходит в разделившиеся бластомеры. Часть протоплазмы, содержащей желточные зерна, обнаруживается между бластомерами. Наблюдения говорят о возможности образования из желточных зерен клеток и тканей зародыша.

Яйца в трубах в течение 3—4 дней проходят известные стадии развития и поступают в матку.

В перемещении яиц по трубам огромное значение имеет сократительная деятельность яйцеводов, что связано с общим функциональным состоянием организма.

Это необходимо учитывать в обращении с сельскохозяйственными животными, требующими особо бережного и внимательного отношения в указанном раннем периоде беременности. Не исключена возможность, что под влиянием сильных раздражителей, изменяющих нервно-гуморальные процессы в организме, изменяется сокращение яйцеводов. Вследствие резких сокращений яйцеводов дробящиеся яйцеклетки раньше времени поступают в рога матки, где они погибают. При этом может наблюдаться яловость или снижение плодовитости¹.

¹ Обоснованием к высказанным предположениям могут служить следующие факты. Введение препаратов, вызывающих сокращение труб (фолликулина, питуитрина), действие которых приурочено ко времени нахождения в яйцеводах яиц в первых стадиях дробления, влечет бесплодие. Мы имели возможность наблюдать быстрое перемещение яиц в трубах у тех свиней, которые перед убоем находились в необычных условиях (перегон). Через 48 часов после овуляции у двух из этих свиней яйца в яйцеводах не были обнаружены. У третьей свиньи были выявлены в яйцеводах только два яйца вместо десяти, как следовало ожидать, соответственно наличию в яичниках овулировавших фолликулов.

РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫША В МАТКЕ

Развитие зародышей в матке важно представить на фоне тех изменений, которые протекают в половой системе животных во время беременности.

В яичниках после овуляции из фолликулов развиваются желтые тела, выделяющие, начиная с 4—5 дня, гормон желтого тела, действие которого было рассмотрено выше при изложении полового цикла.

У кролика, свиньи, коровы, овцы к 8 дню после овуляции желтые тела представляют собой уже развитые, интенсивно функционирующие образования.

Под влиянием гормона желтого тела происходит развитие желез слизистой оболочки матки. Слизистая утолщается и разрыхляется. В ней разрастается сеть кровеносных сосудов, а железы начинают выделять секрет. К этому секрету примешиваются элементы крови (лейкоциты) и отпадающие клетки слизистой. Эта эмульсионная жидкость, известная под названием маточного молока, сосредоточивается первое время в небольшом количестве на поверхности слизистой (у коров и овец в складках между карункулами). Маточное молоко содержит белки, жиры, немного солей и является средой, из которой черпает питательные вещества развивающийся зародыш.

Дробящиеся яйца, поступающие в рога матки, находят здесь благоприятные условия для дальнейшего развития. Образуются плодные оболочки и устанавливается их связь со слизистой матки в виде плаценты, обеспечивающей обмен веществ между организмом матери и зародышем.

Отсюда понятно, что при недостатках питания, плохом содержании самок, а также при заболеваниях, нарушающих течение нормальных процессов в организме, могут создаться условия, при которых даже оплодотворенные яйцеклетки погибают в матке.

Необходимо отметить, что в первые дни пребывания в матке плодные яйца перемещаются в ее полости. Это явление, известное в литературе как внутриматочное блуждание или миграция яиц, давно привлекало исследователей. Оно отмечено у всех животных, но особенно выражено у животных, приносящих большой приплод, например, у свиньи.

Принимая во внимание большую длину рогов матки свиньи (1 м и больше), уже в пределах одного рога при размещении (до прикрепления к слизистой) яйца передвигаются на значительное расстояние. Кроме того, доказана возможность перемещения яиц из одного рога матки в другой¹. При вскрытии

¹ По данным Саратовского научно-исследовательского института животноводства (В. И. Тихонов, 1953 г.), у свиней перемещение яйцеклеток из одного рога в другой наблюдается в 26,9% случаях, причем это явление имеет связь с функциональной периодичностью в деятельности яичников.

беременных животных устанавливают, что число желтых тел (т. е. овулировавших фолликулов) в яичниках в некоторых случаях бывает меньше, чем число зародышей в соответствующем роге матки.

У коров при наличии одного овулировавшего фолликула плод иногда обнаруживается в роге не соответствующей овуляции стороны.

Данные о возможности подобного блуждания яиц подтверждены в опытах на свиньях. При односторонней кастрации наблюдается размещение зародышей в обоих рогах.

Равномерное размещение зародышей в рогах матки, несомненно, связано с условиями, благоприятствующими развитию плодов. Однако до настоящего времени еще нет достаточно убедительных данных, объясняющих прикрепление яиц в том или другом участке матки.

Перемещение зародышей в рогах матки происходит вследствие сокращения мускулатуры рогов. Размещение плодных яиц не является случайным. Надо полагать, что в матке имеются определенные зоны, где вследствие особенностей кровоснабжения и иннервации создаются лучшие условия для имплантации. Этот вопрос, имеющий большое практическое значение, подлежит пересмотру в свете новых данных, устанавливающих наличие в матке интероцепторов (нервных окончаний), воспринимающих химические, термические, механические и другие раздражения.

В эмбриональном развитии млекопитающих можно выделить стадии или периоды, характеризующиеся особенностями питания зародыша.

В. К. Милованов выделяет пять последовательно сменяющихся типов питания: 1) питание яйцеклетки при помощи лучистого венца, 2) питание за счет желтка и прохориона (белковой оболочки), 3) осмотическое питание бластоцисты, 4) питание при помощи желточного мешка, 5) плацентарное питание.

Уже в раннем периоде развития зародыша осмотическое питание сменяется питанием и дыханием при посредстве плодных оболочек. Учитывая последовательность в их образовании, Г. А. Шмидт даже выделяет шесть основных стадий внутриутробного развития зародыша.

Как было отмечено выше, во время дробления в трубах обмен веществ яйца в основном осуществляется за счет питательных веществ, заключенных в его цитоплазме. В стадии морулы в дробящемся яйце выделяется периферический слой клеток. Эти клетки, образующие трофобласт, играют основную роль в восприятии питательных веществ из окружающей среды. Одновременно эти клетки выделяют особые вещества, обладающие протеолитическими свойствами: они способны растворять эпителий слизистой матки, а также изменять лежащую

под эпителием соединительную ткань. Эти протеолитические свойства трофобласта особенно хорошо выражены у некоторых видов млекопитающих—у приматов, у некоторых грызунов (морская свинка, крыса, кролик) и слабо выражены у копытных животных.

В связи с этим прикрепление (имплантация) дробящихся яиц и образование плаценты у разных видов животных протекает различно.

У животных, плодные яйца которых имеют выраженные протеолитические свойства, прикрепление яиц совершается вскоре при их поступлении в матку. При этом разрушая слизистую матки, плодное яйцо погружается в нее. Продукты разрушения слизистой матки используются зародышем для питания. В дальнейшем при развитии трофобласта и превращении его в наружную плодную оболочку—хорион, ворсинки последнего входят в тесную связь со слизистой оболочкой матки. В последней происходят также сложные изменения. На месте имплантации яйца в слизистую матки образуются полости—лакуны, наполненные кровью. В лакуны погружаются ворсинки хориона. В слизистой оболочке матки сильно разрастается сеть кровеносных сосудов, а основа ее перестраивается: в ней появляются специальные клетки—децидуальные, которые вначале развиваются на месте внедрения зародыша, а затем по всей слизистой матки в виде децидуальной оболочки; эта оболочка, входящая в строение плаценты, после родов отпадает и удаляется из матки. Большие изменения наблюдаются также в мышечной оболочке матки, где удлиняются и развиваются мышечные волокна. При беременности утолщается также наружная—серозная оболочка матки, в которой появляются новые сети соединительнотканых эластических волокон.

У других видов животных (к ним относятся домашние копытные) плодное яйцо не вызывает больших разрушений в слизистой матки, ее эпителий сохраняется, причем между наружной плодной оболочкой—хорионом—и слизистой оболочкой матки возникают различные морфологические связи, характеризующие особенности строения плацент. У свиньи наружная плодная оболочка, покрытая хориальным эпителием, только примыкает к эпителию слизистой матки. У коровы и овцы ворсинки хориальной оболочки углубляются в маточные железы, но не разрушают их. Более тесное прикрепление плода имеется в участках матки, где располагаются возвышения слизистой—карункулы. Слизистая матки у указанных животных не образует децидуальной оболочки, и при родах плодный мешок легко отделяется.

Некоторые особенности развития плодных оболочек у сельскохозяйственных животных будут рассмотрены ниже. Важно отметить, что у всех животных формирование плодных обо-

лочек следует параллельно с изменениями, происходящими в матке, и развитием зародыша.

Возвращаясь к данным о развитии зародышей, можно отметить, что в первые дни пребывания в матке продолжается дробление плодного яйца и превращение его в стадию бластодермического пузырька.

Этот первый этап развития яйца в матке у домашних сельскохозяйственных копытных животных имеет много общих черт.

Плодные яйца, попавшие в рога матки и свободно перемещающиеся в них, могут быть извлечены при помощи сложных приемов промывки рогов слабым (0,5%) водным раствором хромовой кислоты или другой прозрачной жидкостью, одновременно фиксирующей объект. Яйца обнаруживаются в промывной жидкости под микроскопом, а после 10—12 дня от оплодотворения они видны невооруженным глазом.

Во время пребывания в матке оплодотворенные яйца около четырех дней сохраняют прозрачную оболочку. При этом внутри бластоцисты образуется полость и выделяется зародышевый узелок или эмбриобласт, который окружен периферическим слоем клеток, прилежащих к прозрачной оболочке. Эти клетки образуют наружную плодную оболочку—трофобласт. Питательная функция этих клеток выявляется в период, когда яйцо еще имеет прозрачную оболочку.

Бластоцисты увеличиваются в размере. При этом прозрачная оболочка сильно истончается, а затем разрывается. У свиньи и овцы в оплодотворенных яйцах разрыв прозрачной оболочки происходит между 6 и 7 днем; у коровы несколько позже: между 7 и 8 днем после овуляции. У кролика после разрыва прозрачной оболочки еще сохраняется белковый слой, окружающий яйцо.

После разрыва прозрачной оболочки наблюдается быстрый рост плодного яйца, что происходит за счет увеличения числа клеток и за счет накопления жидкости в полости пузырька. В это время трофобласт несколько истончен, а плодные яйца имеют шаровидную форму (рис. 42). Шаровидная форма бластодермического пузырька сохраняется у свиньи до 9 дня, у овцы до 10 дня, а у коровы до 12 дня после овуляции. Пузырек значительно увеличивается в размере: у овцы и коровы на 11 день он имеет диаметр более 1 мм.

У свиньи после 9 дня бластодермический пузырек начинает сморщиваться и удлиняться, к 12 дню он имеет длину 10—12 мм при 3 мм ширины. Такая картина удлинения пузырька наблюдается у овцы на 12 день, а у коровы на 13 день.

Одновременно в бластодермическом пузырьке происходят изменения, которые схематично можно представить в следующем виде. Из скопления клеток зародышевого узелка образуется зародышевый щиток, который вскоре становится дву-

слои́ным, связь между слоями сохраняется в центральной части щитка. Наружные клетки щитка образуют наружный зародышевый листок—эктодерму, а внутренний слой клеток—внутренний зародышевый листок—энтодерму.

Клетки эктодермального пласта разрастаются и покрывают внутри полость бластодермического пузырька, образуя желчный пузырь, который наполняется белковой жидкостью. Про-

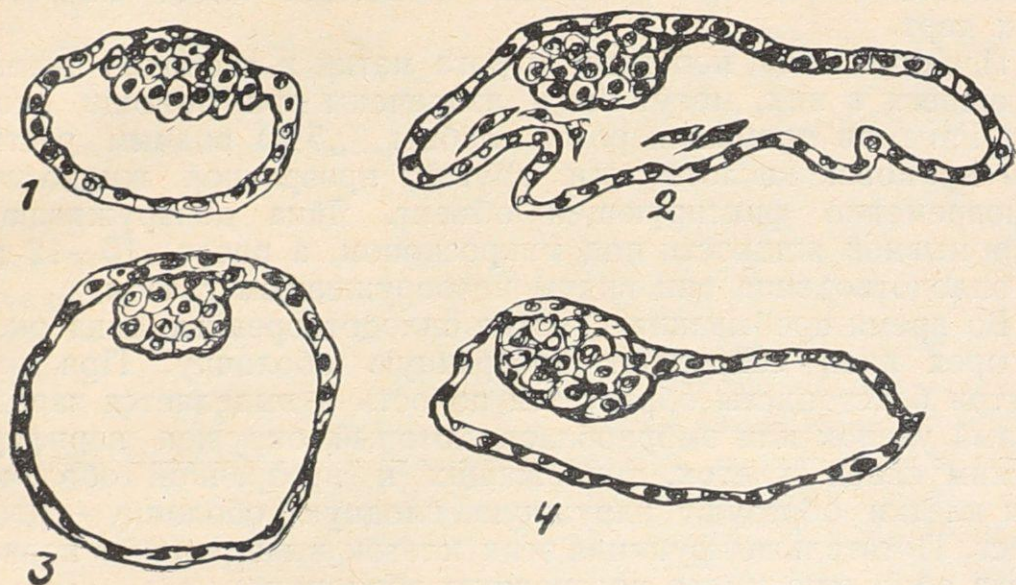


Рис. 42. Ранние стадии развития свиньи (1—2) и овцы (3—4). Бластодермические пузырьки, имеющие зародышевые узелки.

цессы образования зародышевого щитка и энтодермы у сельскохозяйственных животных еще недостаточно выяснены. У кролика образование первичной полости и зародышевых листков протекает весьма сходно с тем, как это описано у птиц и у пресмыкающихся.

Ко времени образования желчного пузыря в зародышевом щитке уже выделяются три зародышевых листка: экто-и энтодерма, а между ними средний зародышевый листок—мезодерма.

Наружный слой клеток эмбриобласта образует складки, поднимающиеся над зародышевым щитком. Смыкаясь, эти складки дают пузырь, получивший название водного, или амниотического. Полость пузыря наполняется жидкостью. Оболочка амниона окружает развивающийся зародыш.

В области формирования первичной кишки зародыша от желчного мешка происходит выпячивание в виде мочевого мешка, или аллантоиса. Последний, разрастаясь, заполняется жидкостью и располагается между трофобластом, желточным пузырем и амнионом. Взаимоотношение указанных плодных оболочек представлено на рис. 43 и 44.

До развития системы кровообращения питание зародыша

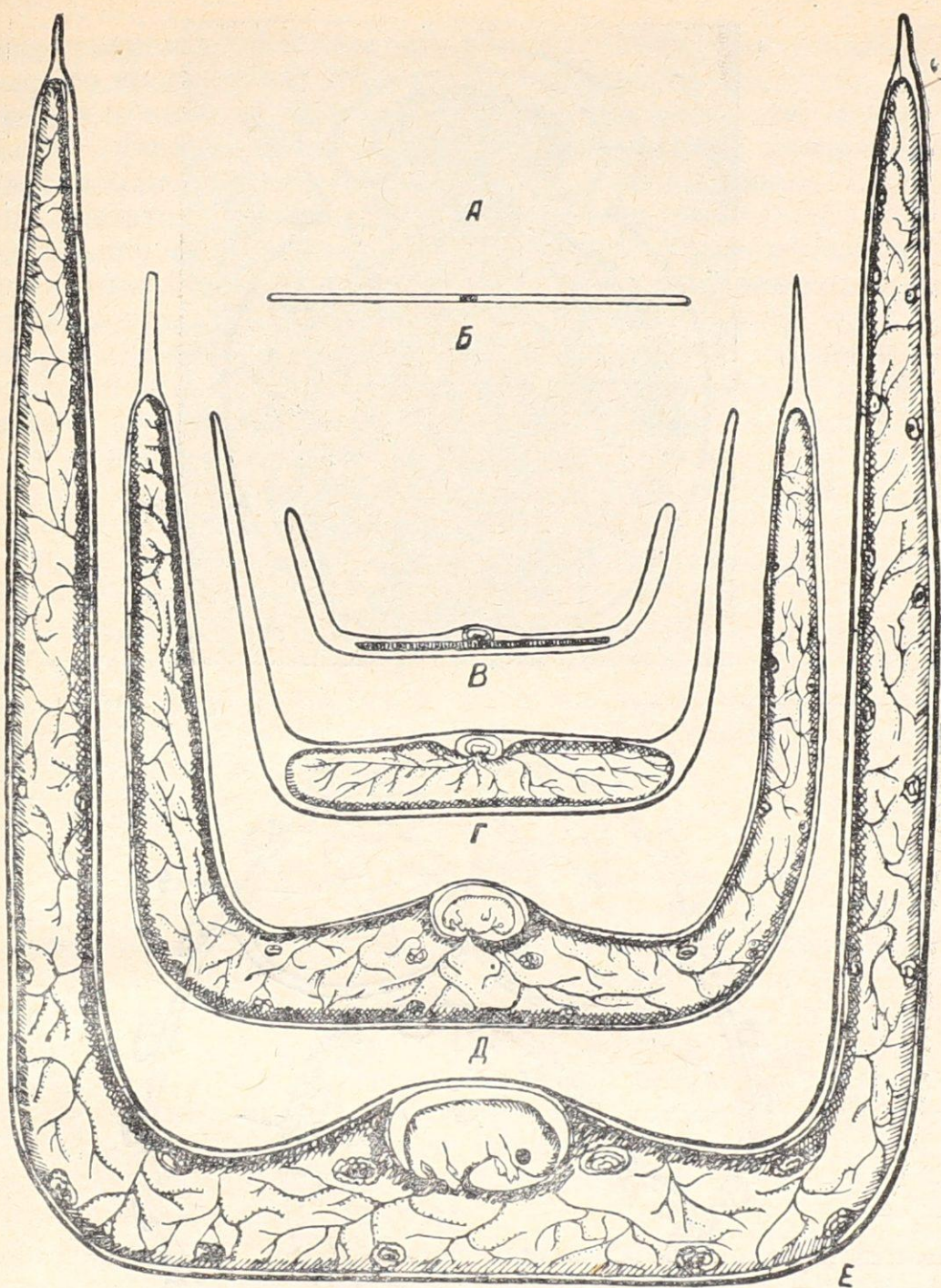


Рис. 43. Стадии внутриутробного развития крупного рогатого скота (все рисунки сделаны при одинаковом увеличении): А — первая стадия: внутриклеточное питание и, частично, дыхание; зародышевый пузырь к концу двенадцатых суток после оплодотворения яйца; Б — вторая стадия: питание и дыхание с помощью трофобласта за счет секрета маточных желез и растворенного в нем кислорода; зародышевый пузырь в виде замкнутой по концам тонкой трубки к концу пятнадцатых суток развития; В — третья стадия: снабжение зародыша пищей и кислородом через посредство не только трофобласта, но и стенки желточного мешка; зародышевый пузырь к концу двадцати первых суток развития; Г — четвертая стадия: снабжение зародыша пищей и кислородом через посредство трофобласта, желточного мешка и аллантаиса; зародышевый пузырь к концу двадцати пятих суток развития; Д — пятая стадия: снабжение зародыша пищей и кислородом посредством алланта-хориона, снабженного примитивными котицедами; зародышевый пузырь к концу тридцати шестых суток развития; Е — шестая стадия: снабжение развивающегося зародыша и плода посредством алланта-хориона с хорошо развитыми котицедами; зародышевый пузырь к концу пятидесятих суток развития (по Г. А. Шмидту).

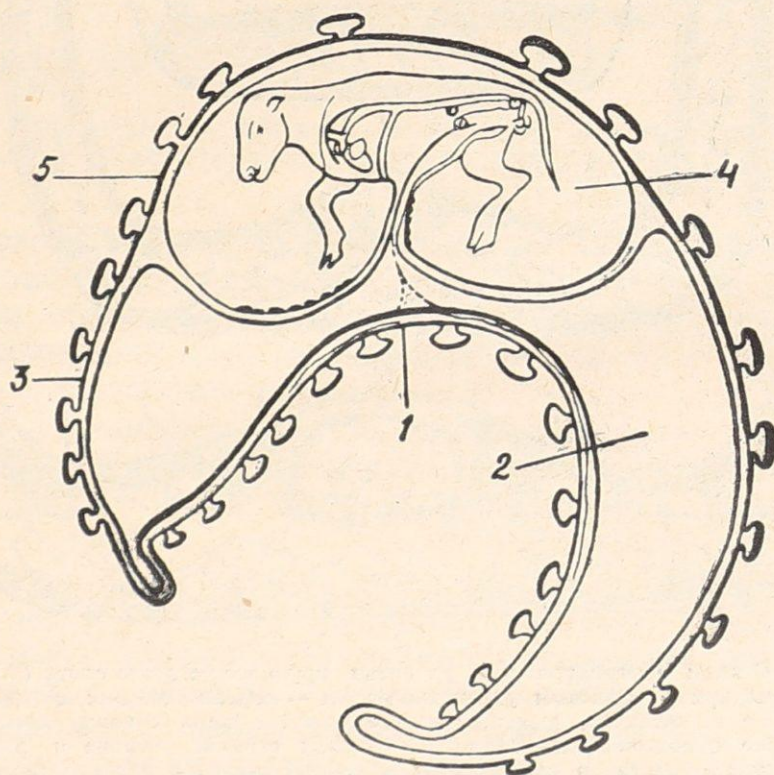
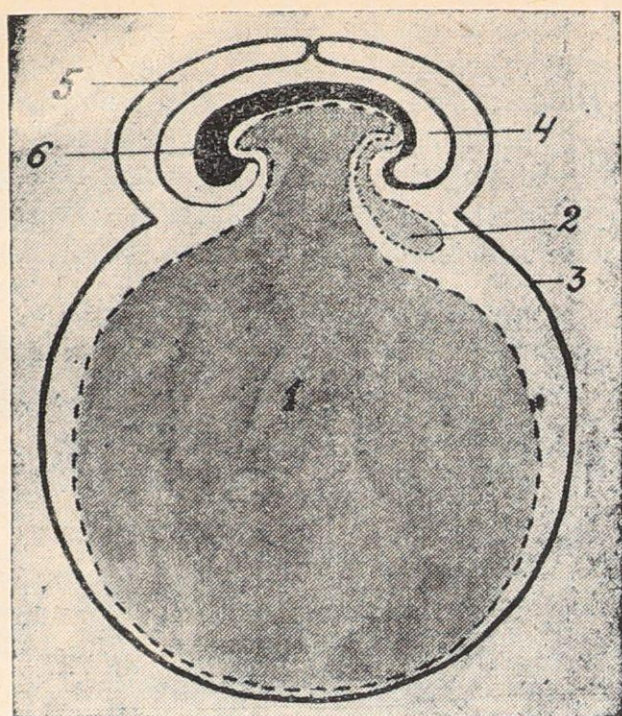


Рис. 44. Развитие плодных оболочек у коровы: 1—желточный мешок; 2—аллантоис (мочевой мешок); 3—хорион; 4—полость амниона; 5—амнион; 6—зародыш.

осуществляется деятельностью трофобласта, при посредстве которого воспринимаются и перерабатываются вещества, находящиеся в полости матки. За счет трофобласта при активном участии клеток оболочек происходит также накопление жидкого содержимого желточного пузыря и амниона. На этом этапе развития для питания имеет значение желточный мешок, содержащий питательные вещества. В стенке желточного пузыря образуются кровеносные сосуды, устанавливающие первичный желточный круг кровообращения. Однако этот тип кровообращения у млекопитающих утратил свое значение, так как одновременно с ним развивается и плацентарное кровообращение при посредстве кровеносных сосудов хориона. В развитии этого кровообращения участвует аллантаис, подводящий сосуды к трофобласту и ворсинкам хориона. Последние входят в строение плаценты.

Образование плаценты связано с прикреплением плодного яйца к слизистой оболочке матки.

У свиньи, вследствие особенностей строения плаценты, установить точно время прикрепления плодного яйца к слизистой оболочке матки сложно, но полагают, что это происходит к 13 дню. К 15 дню хорион уже сливается со слизистой оболочкой рогов матки.

Прикрепление к слизистой матки плодного яйца овцы совершается после 17 дней от овуляции.

У коров это наблюдается на 17 день. На 18 день после овуляции плодное яйцо коровы имеет длину около 15—20 см. и занимает рог матки, а на 20 день оболочки плодного яйца заходят уже в другой рог. Следует указать, что на этом этапе развития для питания зародыша имеет значение желточный мешок, который у свиньи, коровы и овцы функционирует до 20 дня, а затем подвергается обратному развитию.

Сравнительно позднее прикрепление плодного яйца отмечено у лошади. Прикрепление совершается на 40 день после оплодотворения. У лошади надолго сохраняет свою функцию желточный мешок—до 60 дней.

Развитие у млекопитающих плацентарного кровообращения связано с приспособлением к живорождению. Плацента как орган, обеспечивающий питание и дыхание плода, у различных представителей млекопитающих имеет значительные отличия.

На основании морфологических данных, учитывающих связь хориона со слизистой оболочкой матки, различают пять основных форм плацент.

Ахориальная (безворсинчатая), наиболее простая форма плаценты, имеющаяся у сумчатых (кенгуру) и китов. Хорион имеет гладкую, лишенную ворсин, поверхность, которая прилежит к эпителию слизистой оболочки матки. Продукты вы-

деления слизистой матки при посредстве эпителия хориона поступают в сеть пупочных сосудов хориона.

Эпителиохориальная форма плаценты имеется у свиньи, лошади, верблюдицы. В данном случае хорион образует выросты—ворсины, в соединительнотканной основе которых проходят сосуды, а поверхность покрыта цилиндрическими клетками. Ворсины, не разрушая слизистой матки, заходят в ее железы, где эпителий хориона соприкасается с эпителием желез. Восприятие питательных веществ осуществляется при помощи указанных ворсин.

Десмохориальная форма плаценты имеется у коровы, овцы, козы. Хорион имеет хорошо развитые ворсины, проникающие в железы. Они вызывают разрушение покрова желез, вследствие чего эпителий хориона соприкасается уже с соединительной тканью слизистой матки, в которой проходят сосуды.

Эндотелиохориальная форма плаценты имеется у мясоядных животных (собака, кошка). При развитии ворсины хориона вызывают разрушение слизистой матки, причем эпителий ворсин непосредственно прилежит к эндотелиальной стенке кровеносных сосудов матки.

Гемохориальная форма плаценты имеется у кролика, морской свинки, а также у приматов. Сильно развитые ворсинки разрушают слизистую оболочку матки. При этом в ней образуются полости, наполненные кровью матери.

Описанные типичные формы строения плацент выражены в период, когда они являются образованиями, закончившими свое развитие. При этом площадь плацентарной связи у одних животных, например, у лошади, распространяется почти по всей поверхности слизистой матки (рассеянная плацента); у других животных—коровы, овцы более тесная связь наблюдается в определенных участках матки, там, где имеются карункулы (множественная плацента); у мясоядных животных, а также у грызунов, особого развития плацента достигает в участках, соответствующих имплантации яйца (у первых зональная плацента, у вторых—дисковидная).

Рассматривая плаценту в процессе развития, можно выявить различные переходы от описанных более простых форм к более сложным. Иллюстрацией этому служат наблюдения Ф. М. Лазаренко и Л. Н. Карташова, изучивших развитие плаценты коровы. В карункулах коров на первом месяце плодношения железы отсутствуют, но имеются на остальных участках слизистой матки. В это время ворсины хориона равномерно покрывают его поверхность. В течение второго месяца беременности в карункулах появляются железы, а на месте соприкосновения с ними развиваются ворсины. К концу второго месяца ворсины хориона проникают в железы карункулы, причем эпителий ворсин соприкасается с эпителием желез. На третьем месяце беременности как железы карункулов, так и

ворсины хориона сильно разрастаются. На четвертом месяце эпителий крипт сдувается, вследствие чего эпителий ворсин местами соприкасается с соединительнотканной основой карункула. На пятом месяце разросшиеся ворсины хориона, проникая в карункул, на большой поверхности соприкасаются с его соединительной тканью. Таким образом, у коров в процессе развития эпителиохориальный тип плаценты переходит в десмохориальный.

У свиньи, по наблюдению Б. С. Волженина, на втором месяце супоросности ворсины хориона еще рассеяны по всей его поверхности (рассеянная плацента), но они начинают выделяться в отдельных участках как небольшие пучки, которые в дальнейшем увеличиваются и сосредоточиваются в центральной части плодного пузыря, образуя плаценту, которую можно считать зональной.

После установления плацентарного питания зародыши очень быстро растут. Одновременно происходит увеличение объема матки. В начале беременности у коровы, лошади, овцы увеличивается рог матки, в котором начинается развитие зародыша. Изменение величины, формы и расположения матки позволяет у коровы и лошади при помощи ректального исследования определить ранние сроки беременности.

Анатомические взаимоотношения плодных оболочек и расположение их в матке удобнее наблюдать, начиная со второго периода беременности, когда бывает уже хорошо развит плацента.

При вскрытии матки стельной коровы можно видеть, что плод находится в мешке. Этот мешок сравнительно легко отделяется от слизистой матки. Стенка мешка имеет сильно развитую сеть кровеносных сосудов, которые, сливаясь, проходят в пупочный канатик. На поверхности плодного мешка выступают возвышения (котиледоны), имеющие развитые ворсины. Котиледоны являются участками, которые примыкают к сильно увеличенным при беременности карункулам слизистой оболочки матки. В каждом роге матки можно насчитать от 40 до 60 карункулов, что соответствует распределению множественных плацент.

К внутренней поверхности хориона примыкает стенка мочевого оболочки (аллантоиса). Мочевая оболочка представляет собой пузырь, лежащий вне брюшной полости зародыша, и соединена с верхушкой мочевого пузыря зародыша посредством канала, заключенного в пуповине. Мочевая оболочка врастает между хориальной и водной оболочками и рыхло примыкает к последней. Взаимоотношение указанных оболочек представлено на рис. 44. Зародыш располагается в амниотическом пузыре, окруженном водной оболочкой (амнионом).

Полость мочевого мешка и амниотического пузыря наполнены жидкостью.

При вскрытии амниона обнаруживается зародыш с пуповиной.

Взаимоотношение между сосудистой оболочкой (хорионом), мочевой и амнионом у лошади отличается от описанного. Мочевая оболочка у лошади со всех сторон окружает амниотический пузырь.

У свиньи мочева оболочка тоже очень сильно разрастается и, прорывая сосудистую оболочку, выходит в углах плодного мешка, образуя придатки Бэра.

Сосудистая оболочка свиньи имеет многочисленные поперечные складки. На поверхности оболочки выявляются небольшие круглые утолщенные участки (ореолы), которые располагаются над соответствующими углублениями слизистой оболочки матки. В области ореол совершается более интенсивный обмен веществ между плодом и организмом матери.

При различии в строении плацент у разных видов животных можно отметить одну общую особенность, важную для понимания обмена веществ между матерью и плодом. Кровеносная система матери нигде не переходит в сосуды плода. Обмен веществ совершается при участии ворсин хориона, которые либо погружаются в кровяные локуны материнской плаценты (у кроликов), либо соприкасаются со слизистой матки (у свиньи), либо углубляются в железы матки, разрушая их эпителий (у коровы и овцы).

Ворсины, как было отмечено выше, покрыты хориальным эпителием, через который проникают и в котором активно перерабатываются питательные вещества, поступающие в кровяное русло плода. При помощи сосудов ворсин совершается газообмен (дыхание) плода. Через хорион проникают не все вещества. Хорион является оболочкой, задерживающей проникновение некоторых микробов из организма матери в плод, что позволяет говорить и о защитной роли плаценты.

Нормальное течение беременности и развитие плодов может происходить в соответствующих условиях содержания и питания матери. Развивающиеся плоды требуют повышенного кормового рациона для матери, что предусматривается соответствующими правилами зоотехнии.

Рассматривая величину и степень развития зародыша, можно с приближенной точностью определить его возраст. Ниже прилагаются таблицы, которые демонстрируют динамику развития зародышей свиньи, коровы, овцы и лошади. Следует отметить, что величина зародышей, измеряемая от затылочной кости до кобчика, точно так же как и вес зародыша, особенно во второй половине беременности, значительно колеблется в зависимости от питания и содержания матери, а также от породы животного. Кроме того, величина зародышей зависит от того, сколько их развивается в матке.

При определении возраста одновременно с измерением плода

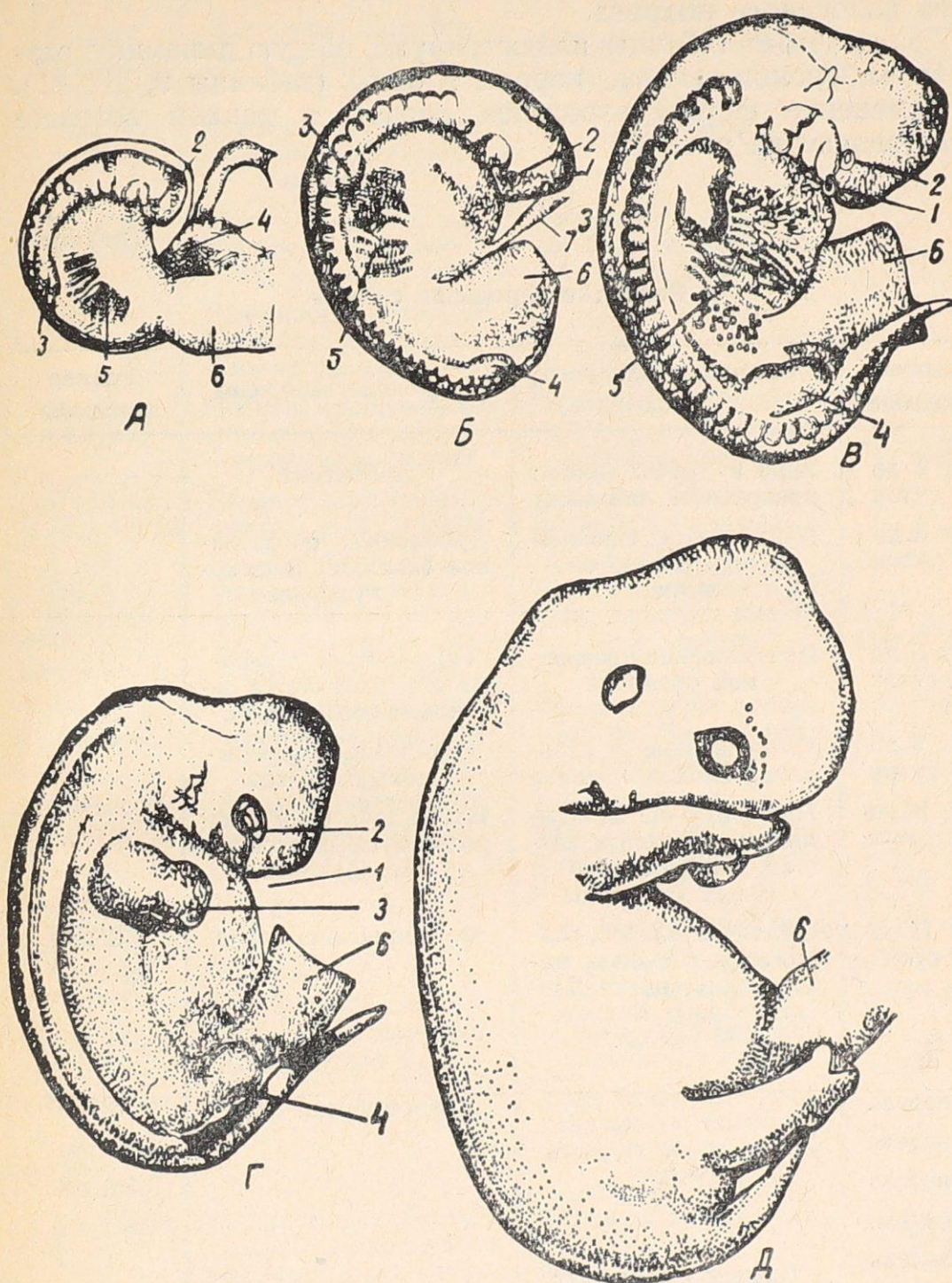


Рис. 45. Зародыш коровы в возрасте 25 суток (А), 27 суток (Б), 30 суток (В), 34 суток (Г), 40 суток (Д); 1—обонятельная ямка, 2—глаз, 3—закладка передней ноги, 4—закладка задней ноги, 5—кровеносные сосуды, просвечивающие в стенке тела, 6—пуповина, 7—стебелек желточного мешка (по Г. А. Шмидту).

необходимо учитывать степень общего развития зародыша, причем важным показателем при этом является степень развития волосяного покрова.

Прилагаемые таблицы иллюстрируют общую динамику развития эмбрионов свиньи, коровы и овцы (таблицы 9, 10, 11).

Изменение формы зародыша коровы в раннем возрасте представлено на рис. 45.

Таблица 9

Развитие зародыша свиньи

Возраст зародыша	Состояние плодного яйца	Состояние зародыша	Размер зародыша
От 1 до 3 суток	Яйца в трубах; имеют прозрачную оболочку	Дробление	
От 3 до 6 суток	Яйца в матке; еще имеют прозрачную оболочку	Дробление, образование бластодермического пузырька	
От 6 до 7 суток	Исчезновение прозрачной оболочки	Образование трофобласта, выделяется зародышевый узелок	
От 8 до 9 суток	Сморщивание и удлинение плодного мешка	Образование зародышевых листков	
От 10 до 12 суток	Прикрепление зародышей к слизистой матки. Плодное яйцо 10—12 мм длины	На 10 день вокруг зародыша смыкается водная оболочка	
От 17 до 19 суток	Оболочки плодов, разрастаясь, заполняют полость рогов матки. Длина плодных мешков 30—40 см.	Формирование плода	2 мм
3 недели		Сформирован плод	6 мм
4 недели			1,8 см
5 недель			3,0 см
6 недель			5,5 см
8 недель	Плацента достигает максимального веса		8,0 см
10 недель			14 см
12 недель			15 см
16 недель		Зрелый плод	17—25 см

Таблица 10

Развитие зародыша коровы

Возраст зародыша	Состояние плодного яйца	Состояние зародыша	Размер зародыша
От 1 до 4 суток	Яйцо в яйцеводe; окружено прозрачной оболочкой	Дробление	
От 4 до 8 суток	Яйцо в матке; еще имеет прозрачную оболочку	Дробление, образование бластодермического пузырька	
От 8 до 12 суток	Исчезновение прозрачной оболочки. Образование трофобласта		
От 12 до 14 суток	Развитие хориона, плодное яйцо принимает удлиненную форму	Образование наружного и внутреннего зародышевых листков	0,2—0,3 мм
От 14 до 17 суток	Плодное яйцо увеличивается, занимает рог матки	К 15 дню развивается средний зародышевый листок	
От 17 до 20 суток	Хорион разрастается и заходит в другой рог матки. Плодное яйцо 15—20 см длины	Развитие нервной трубки, зародыш имеет 4—5 сомитов	5—6 мм
От 20 до 25 суток	Развит трофобласт, желточный мешок и аллантаис	Формирование жаберных дуг. Видны почки конечностей	
2 месяца	Устанавливается плацентарное питание	Закладка хрящевого скелета. К концу 2 месяца сформированный плод	6—65 см
3 месяца		Сформированный плод	11 см
4 месяца		Волосной покров отсутствует	14 см
5 месяцев	Вес матки с содержимым около 12 кг	Появляются первые волосы на губах	35—40 см
6 месяцев		Тело зародыша голое, появляются волосы у носового зеркала и вокруг глаз	60 см
7 месяцев	Вес плодовых оболочек около 1 кг, вес матки с содержимым около 24 кг	Видны волосы на венчиках ног	70 см
8 месяцев	Вес плодных оболочек около 3 кг	Волосы на венчиках ног	75 см
9 месяцев	Вес матки с содержимым более 36 кг	Плод покрыт развитым волосным покровом	80 см
10 месяцев		Зрелый плод	80—100 см

Таблица 11

Развитие зародыша овцы

Возраст зародыша	Состояние плодного яйца	Состояние зародыша	Размер зародыша
От 1 до 3 1/2 суток	Яйца в трубах	Дробление	
От 3 1/2 до 6 суток	Яйца в матке; имеют прозрачную оболочку	Дробление, образование бластодермического пузырька	
От 6 до 8 суток	Оболочка яйцеклетки исчезает; развитие трофобласта		150 микрон
От 8 до 10 суток	Развитие трофобласта	Бластодермический пузырек	400 микрон
От 10 до 12 суток	Бластодермический пузырек на 12 день удлиняется	Образование зародышевых листков	
15 суток	Зародышевый пузырь 10—12 см длины	Стадия нервной пластинки и 4—5 сомитов	
17 суток	Начало прикрепления; плодное яйцо около 23 см длины		
19 суток	Развитие хориона; зародышевый пузырь 25—30 см	Закончено формирование жаберных дуг; закладка почек конечностей	
25 суток	Редуцируется желточный мешок		
1 месяц	Зародышевый пузырь около 55—60 см длины	Закладка хрящевого скелета конечностей	18—22 мм
1 1/2 месяца	Длина зародышевого пузыря около 110—112 см		28 мм
2 месяца			5—6 см
2 1/2 месяца			9 см
3 месяца		Зародыш не имеет волосяного покрова	16 см
4 месяца		Появление волос	17 см
5 месяцев		Зрелый плод	48 см

Беременность надо рассматривать как сложный биологический процесс, во время которого в значительной мере изменяются многие функции организма.

Прежде всего у животных на весь период беременности прекращаются циклические изменения в половой сфере. Поло-

вая система перестраивается, причем изменения в ней в течение беременности последовательно нарастают. В яйчниках после имплантации оплодотворенных яиц развиваются желтые тела, которые существуют и функционируют у большинства животных до конца плодоношения. Одновременно с этим в яйчниках хотя и развиваются фолликулы, но овуляции не происходит. Фолликулы подвергаются атрезии.

Матка при беременности значительно увеличивается в размерах, ее слизистая оболочка перестраивается в связи с развитием плацентарных образований и зародыша.

Развивающиеся зародыши требуют постоянного нового притока питательного материала из организма матери и одновременно выделяют продукты своего обмена. В связи с этим изменяется обмен веществ матери и наблюдается ряд существенных изменений во всем организме.

Морфологические исследования показали, что во время беременности изменяется ряд желез внутренней секреции. Так, значительно увеличивается в объеме гипофиз за счет передней его доли, в которой увеличивается количество клеток и некоторые из них изменяются, превращаясь в „клетки беременности“. Изменяется щитовидная железа и особенно надпочечники. Надпочечники значительно увеличиваются в размере за счет коркового слоя, клетки которого содержат во время беременности повышенное количество липоидов, что указывает на изменения в жировом (липоидном) обмене веществ при беременности. Во второй половине беременности изменяются молочные железы. В других органах также наблюдаются изменения, но морфологически менее выраженные.

Существенным в изучении беременности явилось установление факта, что моча и кровь беременных содержат в большом количестве гормоны. С мочой выделяется фолликулярный гормон, а у некоторых животных — гонадотропин, — гормон, стимулирующий развитие половых желез. Особенно много гонадотропина содержится в крови лошадей в первом периоде беременности.

Выделение гормонов с мочой подчинено определенной закономерности. Так, у свиньи и коровы в течение беременности наблюдается постепенное нарастание количества фолликулина в моче. Однако у свиньи кривая нарастания гормона имеет двухвершинный характер. К 35 дню супоросности количество фолликулина нарастает, образуя первый подъем, а затем падает, постепенно уменьшаясь к 70 дню. В период между 65 и 75 днями фолликулин обнаруживается в моче свиньи в незначительном количестве. После 70 дня нарастание фолликулина идет очень быстро. У коров такого падения в выделении фолликулина не наблюдается.

В настоящее время установлено, что образование фолликулина, а также гонадотропина происходит в плаценте.

Появление указанных гормонов в моче и крови животных позволяет определить ранние сроки беременности, что в некоторых случаях необходимо для практики¹.

Эндокринная роль яичников во время беременности определяется наличием в них функционирующих желтых тел и фолликулов, подвергающихся более выраженному процессу атрезии.

Следует указать на некоторые особенности развития желтых тел беременности и фолликулов у сельскохозяйственных животных. По внешнему виду желтые тела в яичниках беременных не отличаются от циклических желтых тел у небеременных животных. Однако желтые тела беременности, как показали специальные исследования, развиваются более продолжительное время, чем циклические. Например, у свиньи и коровы циклические желтые тела на 10 день после овуляции представляют собой уже оформленные образования, желтые же тела беременности заканчивают свое развитие у свиньи только к 25 дню беременности, а у коровы несколько позже. Так как оба вида развитых желтых тел почти не отличаются по величине, то надо полагать, что развитие желтых тел беременности протекает медленнее, чем циклических желтых тел.

Отклонение в темпе развития происходит в период поступления дробящегося яйца в матку и находится в связи с имплантацией.

В течение беременности в желтых телах происходят последовательные сложные изменения. Эти изменения довольно четко выступают при окраске препаратов на жиры и липоиды. Количество этих включений в клетках желтого тела подвержено закономерным колебаниям.

У некоторых животных (свинья, корова) удастся установить, что колебание в количестве липоидов идет параллельно колебаниям выделяемого с мочой фолликулина. Особенно ярко эта картина выражена у свиньи, имеющей в течение беременности „провальный период“ в выделении фолликулина.

Нет никаких оснований полагать, что повышенное или пониженное выделение фолликулина непосредственно связано с деятельностью желтых тел. Установленный факт указывает только на определенную закономерность в колебании липоидного обмена в организме беременных, что отражается на состоянии желтых тел.

Прилагаемые ниже кривые показывают колебание липоидов в желтых телах свиньи и коровы во время беременности (рис. 46).

Наличие липоидных гранул и даже крупных жировых капель не дает оснований говорить о жировом перерождении и

¹ Б. М. Завадовский и другие. „Гормональные методы диагностики сельскохозяйственных животных“. Сельхозгиз, 1938.

гибели клеток желтого тела, так как при этом ядро клетки сохраняет нормальное строение и в следующей функциональной фазе жир может исчезнуть из протоплазмы клетки.

О процессе обратного развития желтых тел можно говорить в том случае, когда гибнущие клетки занимают большую зону образования.

У животных, в яичниках которых обычно наблюдается одновременное значительное количество желтых тел, все желтые тела беременности находятся в одной и той же фазе развития и имеют одинаковое микроскопическое строение.

Данные сравнительного исследования показали, что продолжительность существования желтых тел беременности различна у разных видов животных. У некоторых (свинья, овца, кролик, кошка) желтые тела сохраняют лютеиновую ткань до конца плодоношения. У других, как, например, у коровы, ясно выраженное обратное развитие в желтом теле начинается на последнем месяце беременности. У лошади желтые тела пропадают очень рано, причем на 7-й неделе беременности наблюдается множественное образование новых желтых тел, но к концу беременности они тоже исчезают.

В отношении фолликулов можно отметить, что во время беременности образование их в яичниках не прекращается, но они не достигают предельного зрелого размера и обычно подвергаются атрезии. У лошади фолликулы достигают больших размеров, и из них образуются новые желтые тела.

Приведенные материалы служат иллюстрацией тех сложных процессов, которые протекают в организме животных при беременности.

Данные о динамике развития эмбрионов в известной мере объясняют и обосновывают те общие мероприятия, которые применяются в хозяйствах в отношении наблюдения, содержания и кормления беременных сельскохозяйственных животных.

Особое значение имеет разрешение вопроса о влиянии организма матери на развитие плода. В последнее время осуществлены опыты по пересадке оплодотворенных яиц от одной самки к другой, причем использованы животные разных пород. Эти опыты рассматриваются как исследования в области вегетативной гибридизации животных.

Оплодотворенные яйцеклетки, или зиготы, на стадии 2—4 бластомеров, извлеченные из яйцеводов одной самки, переносятся в яйцеводы другой самки с учетом состояния ее половой системы. При удачных пересадках, в подходящих условиях, зародыши развиваются, питаясь теми веществами, которые им доставляет новый для них организм. Наблюдения за полученным приплодом устанавливают влияние этого организма на развитие плодов. Особенно это показательно в опытах с пересадками зигот, взятых от кролика одной породы и пересаженных кролику другой породы. Можно указать на опыты А. В. Ква-

сницкого, когда кроликам породы белый великан пересаживались оплодотворенные яйцеклетки кролика породы фландр черный. Новорожденные черные крольчата имели больший вес, чем их родные братья и сестры.

Весьма обширные исследования в этом направлении проведены А. Д. Курбатовым в Пушкинской научно-исследовательской лаборатории, где при пересадках было получено 125 крольчат, развившихся в организме инопородных матерей. Наблюдение за этими крольчатами и дальнейшее скрещивание позволило установить, что при межпородной пересадке зигот крольчата, развившиеся в организме матери другой породы,

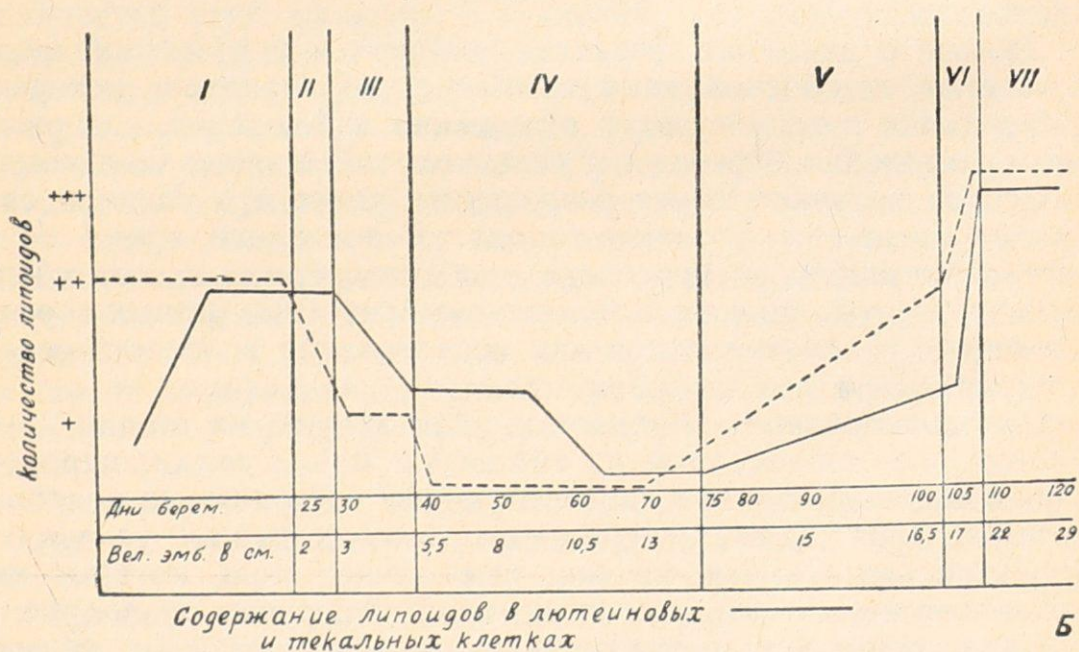
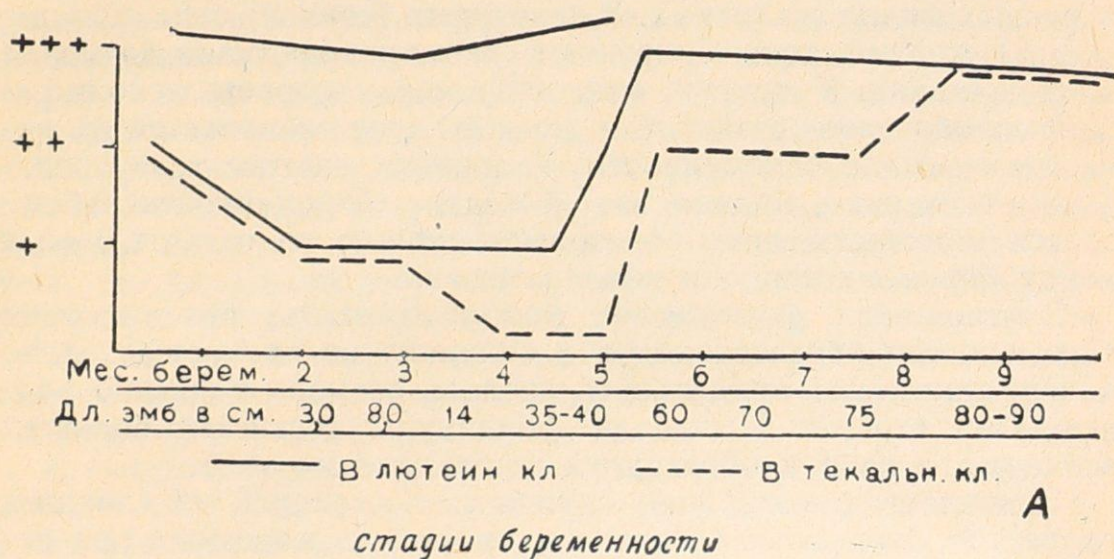


Рис. 46. Кривые колебания липоидов в желтых телах при беременности у коровы (А) и у свиньи (Б).

в большинстве случаев рождаются более крупными и более жизнеспособными, чем выношенные родной матерью. В некоторых случаях наблюдалось изменение окраски покрова.

Опыты с пересадкой зигот были также осуществлены на овцах и свиньях.

А. И. Лопырин и Н. В. Логинова произвели многочисленные межпородные пересадки, используя меринских, каракульских, цигейских и унтукских овец, у которых был получен приплод. Анализ результатов показал, что более четко вегетативное влияние приемной матери проявляется в усилении жизнеспособности и ускорении роста подопытных ягнят. Аналогичные данные были получены А. В. Квасницким в опытах, проведенных на свиньях. Исследования указанного направления являются новыми и еще мало использованы для изучения ранних стадий развития млекопитающих. Представленные опыты несомненно имеют большой познавательный интерес, но, кроме этого, они указывают перспективы практического использования способа пересадки для получения межвидовых гибридов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эмбриологические наблюдения в сочетании с физиологическими исследованиями позволяют выявить лучшие условия, способствующие оплодотворению и развитию сельскохозяйственных животных.

Обобщая основные факты, добытые наукой и практикой, необходимо обратить внимание на следующие данные, имеющие значение для размножения всех видов сельскохозяйственных млекопитающих.

Морфологическими и физиологическими исследованиями установлено, что в течение полового цикла у животных наблюдаются весьма сложные изменения, связанные с обменом гормонов в организме. Образование гормонов в организме происходит за счет веществ, поступающих с кормами. Нервно-гуморальные регуляции в организме осуществляются центральной нервной системой, причем обонятельные, зрительные, слуховые и осязательные восприятия, возникающие в присутствии самца, играют большую роль в этой регуляции. Рассматривая половой цикл как нейрогуморальную реакцию самки на факторы внешней среды, профессор А. П. Студенцов справедливо отмечает из внешних факторов, обуславливающих половой цикл, три главных: корм, свет и самец как стимулятор половой системы.

Оплодотворение у животных может произойти только при наличии овуляции, которая происходит в период полового возбуждения, сопровождающегося течкой и „охотой“. Период „охоты“ у животных бывает выражен не в одинаковой степени,

и выявление его требует тщательного наблюдения за поведением животного, а также использования самца-пробника.

Научно-производственные опыты последнего времени, проведенные на коровах и свиньях, показывают значение самца-пробника как стимулятора половой системы самок. Общение с пробником вызывает у самок более яркое проявление „охоты“, при этом ускоряется наступление овуляции. У свиней, находившихся в общении с хряком, наблюдается увеличение приплода (Н. А. Флегматов). Этот метод биологической стимуляции организационно еще мало разработан, но заслуживает внимания как мера повышения плодовитости животных. С этой точки зрения нужно рассматривать и двойное или повторное спаривание, дающее хорошие результаты в свиноводстве.

При осеменении животных необходимо учесть следующее.

Овуляция у сельскохозяйственных животных происходит в середине, а чаще в конце „охоты“. Яйцеклетки, попавшие в яйцевод, в течение нескольких часов проходят абдоминальную его часть и задерживаются на $3\frac{1}{2}$ —4 дня в маточном отделе яйцеводов.

Сперматозоиды во время течки быстро проходят половые пути самки и не более чем через час после осеменения обнаруживаются в яйцеводах.

Переживаемость и способность к оплодотворению яиц и сперматозоидов в половых путях самки определяется несколькими часами, не больше суток.

Перечисленные данные обосновывают важный вывод, что оплодотворяемость повышается при приближении сроков осеменения и овуляции. В связи с этим наиболее раннее выявление животных в течке позволяет произвести своевременное спаривание или искусственное осеменение, а в случаях затянувшейся течки применить повторное осеменение.

Сведения об оплодотворении у сельскохозяйственных животных весьма ограничены. При осеменении до овуляции наиболее вероятным местом встречи половых клеток является абдоминальный отдел яйцеводов, при осеменении после овуляции встреча половых клеток может произойти в среднем отделе яйцевода.

В оплодотворении участвует большое количество сперматозоидов. Число сперматозоидов, проникающих через оболочку в яйцо, значительно варьирует. Для изучения наследственности эти данные имеют значение особенно в связи с выдвинутым акад. Т. Д. Лысенко представлением процесса оплодотворения как взаимной ассимиляции половых клеток. Весьма интересны факты о наследовании признаков двух отцов при осеменении самки смешанной спермой или двукратном покрытии разными самцами. Эти данные являются доказательством участия в оплодотворении нескольких сперматозоидов, открывая тем самым

перспективы получения изменчивости в желательном направлении.

Кроме оплодотворяемости, необходимо учитывать условия, благоприятствующие дальнейшему развитию зародыша, гибель которого может произойти на разных эмбриональных стадиях и определяется как аборт или рассасывание зародыша.

Гибель зародышей часто связана с заболеванием половых органов, общими заболеваниями, недостатками в кормлении и содержании животных.

Не касаясь анализа этих причин бесплодия, известных в ветеринарной практике, напомним некоторые данные эмбриологии о причинах гибели зародышей на самых ранних стадиях развития и возможных предупреждающих мероприятиях.

Специальные эмбриологические исследования показали, что несоблюдение правил искусственного осеменения (пониженная дозировка сперматозоидов, длительное пребывание сперматозоидов в половых путях самки при осеменении задолго до овуляции) в случаях оплодотворения приводят к замедлению процесса дробления, уродливому развитию и гибели части плодов, а также к мертворождаемости¹.

Данные о перемещении и сроках пребывания оплодотворенных яиц в трубах позволяют отметить как одну из причин бесплодия — нарушение сократительной деятельности яцеводов. При резких сокращениях труб яйца преждевременно могут попасть в матку, неподготовленную к имплантации, и погибнуть.

Действие чрезмерных общих раздражителей, переполнение кишечника каловыми массами могут вызвать указанные отклонения в сократительной деятельности труб. В связи с этим необходимо весьма бережное отношение к осемененным животным и соответствующее их кормление.

Приведенные в книге данные о динамике развития плода и плодовых оболочек говорят о возрастающих потребностях матери в кормах, что в известной мере обосновывает те общие мероприятия, которые применяются в хозяйствах в отношении наблюдения, содержания и кормления беременных сельскохозяйственных животных.

¹ И. И. Соколовская, М. Я. Соловей и А. А. Герасимова. Сборник „Искусственное осеменение сельскохозяйственных животных“. Сельхозгиз, 1945.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Алиханов А. А. К вопросу о циклических изменениях в яичниках овец. Автореферат, Махач-Кала, 1950.
- Бесхлебнов А. В. Яловость крупного рогатого скота и борьба с ней. Сельхозгиз, 1952.
- Быков К. М. Опыт изучения периодических изменений физиологических функций в организме. АМН, 1948.
- Бэр К. М. История развития животных. Изд. АН СССР, т. 1, 1950, т. II, 1953.
- Волженин Б. С. (Цитир. по Студенцеву А. П., 1953).
- Гамбашидзе С. К. Материалы к физиологии интерорецепторов половой сферы. Грузмедгиз. Тбилиси, 1951.
- Герасимова А. А. Продолжительность охоты и время овуляции у коров. Проблемы животноводства, № 12, 1938.
- Герасимова А. А., Потапова Н. Г., Соловей М. Я. и Хватов Б. П. Оплодотворение, дробление и движение яиц в яйцеводах коров. Доклады Академии с. х. наук им. В. И. Ленина, 1940 г. и Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, т. XI, вып. I, 1941.
- Губаревич Я. Г. Акушерство мелких животных. Сельхозгиз, 1949.
- Диомидова Н. А. и Кузнецова Н. А. Осеменение кролика. Биологический журнал, т. 4, вып. 2, 1935.
- Животков Х. И. Основы осеменения лошадей. Сельхозгиз, 1952.
- Завадовский Б. М. Современные проблемы гормональной диагностики беременности. „Природа“, № 6—7, 1951.
- Заварзин А. А. Краткое руководство по эмбриологии человека и позвоночных животных. Медгиз, 1939.
- Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. Советская наука, 1949.
- Иванов И. И. Искусственное оплодотворение домашних животных. СПб, 1910.
- Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. Биомедгиз, 1937.
- Карташева Л. Н. и Лазаренко Ф. М. К морфологии семяплаценты коров в различные периоды стельности. Труды Чкаловского с. х. института, т. 4, вып. 1, 1951.
- Кашенко Н. Ф. Что такое мезенхима? Томск, 1896.
- Квасницкий А. В. Новое в физиологии размножения животных. Сельхозгиз, 1950.
- Квасницкий А. В. и Мартыненко Н. А. Влияние материнского организма на приплод. Советская зоотехния, № 7, 1951.
- Кедров В. К. Осеменение лошадей и коров с контролем овуляции. Сельхозгиз, 1953.
- Климов А. Ф. и Акаевский А. И. Анатомия домашних животных. Сельхозгиз, 1951.
- Красовская О. В. Оплодотворение яиц кролика. Архив анатомии,

- гистологии и эбриологии, т. XIII, вып. 2, 1934. т. XV, № 2, 1936. Биолог. жур., т. IV, № 2 1935.
- Красовская О. В. и Диомидова Н. А. Биологический журнал, т. 3 вып. 1, 1934.
- Ковалевский А. О. Избранные работы. Изд. АН СССР, 1951.
- Кулагин Н. М. К вопросу о размножении свиней. Доклады ВАСХНИЛ, вып. 1 и 2. 1936.
- Кудрявцев П. Н. Племенное дело в свиноводстве. Сельхозгиз, 1948.
- Курбатов А. Изменение наследственности и повышение жизнеспособности потомства путем межпородной пересадки оплодотворенных яйцеклеток у крольчихи. Успехи советской биологии, т. 31, вып. 2, 1951.
- Лебедев М. М. и Либизов М. П. Скрещивание и двойное спаривание в пользовательном животноводстве. Сельхозгиз, 1952.
- Лепешинская О. Б. Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме. Изд. АМН. 1950.
- Лопырин А. И. Повышение плодовитости овец и коз. Сельхозгиз, 1953.
- Лопырин А. И. и Логинова Н. В., Карпов П. Л. Опыт межпородной пересадки зародышей овец. Советская зоотехния, № 8, 1950; Успехи советской биологии, т. 24, вып. 2 (5), 1953.
- Лысенко Т. Д. Агроботаника. Сельхозгиз, 1948.— Жизненность растительных и животных организмов. Избранные сочинения, изд. Московский рабочий, 1953.
- Макаров П. В. Основы цитологии. Советская наука, 1953.
- Маховко В. В. Прогресс сперматозоидов к яйцу и роль секретов полового тракта при оплодотворении. Сборн. Борьба с бесплодием с. х. животных. Сельхозгиз. 1949.
- Мечников И. И. Эмбриологические исследования над медузами. Избран. биол. произвед., изд. АН СССР, 1950.
- Милованов В. К. Искусственное осеменение сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, 1940. Способы повышения жизнеспособности сельскохозяйственных животных. Достижения науки и передового опыта, № 9, 1952. Оплодотворение, жизнеспособность и пол сельскохозяйственных животных. Журнал общей биологии, т. XIII, вып. 2, 1952.
- Мичурин И. В. Избранные сочинения. Сельхозгиз, 1948.
- Наумов П. А. Повышение жизнеспособности потомства у свиней применением разнотипного кормления. Труды Пушкинской научно-исследовательской лаборатории. Вып. 6, 1953.
- Немилов А. В. Эндокринология. Сельхозгиз, 1938; Успехи советской биологии, т. 12, вып. 1, 1940.
- Некрасов А. Д. Оплодотворение в животном царстве. Госиздат, 1930.
- Паршутин Г. В. и Скаткин П. Н. Искусственное осеменение и случка лошадей. Сельхозгиз, 1953.
- Петракова Р. Н. Влияние акта спаривания на овуляцию у свиней. Сборник науч. студ. общества Ленинградского сельскохозяйственного института. Выпуск 1, 1953.
- Родин И. М. Искусственное осеменение и случка свиней. Сельхозгиз, 1938.
- Рождественская А. И. О транспорте яйца из яичника в матку. Ленинград, 1947.
- Соколовская И. И. Оплодотворение сельскохозяйственных животных в свете мичуринского учения. Труды ВИЖа, т. 20. 1952 и Журнал общей биологии, т. XI, № 3, 1950.
- Соловей М. Я. Влияние числа сперматозоидов, вводимых при искусственном осеменении, на оплодотворяемость и развитие плода. Труды ЛОЖИЖа, т. II, 1945. — Влияние продолжительности жизни сперматозоидов в половых органах самки на оплодотворение и развитие плода. Там же.
- Соловей М. Я. и Герасимова А. А. Оплодотворяемость и эмбриональное развитие плода у коров при осеменении в разные периоды охоты. Труды ЛОЖИЖа, т. II, 1945.

- Студенцов А. П. Диагностика беременности и бесплодия сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, 1950. Ветеринарное акушерство и гинекология. Сельхозгиз, 1953.
- Тарасевич А. Ю. Бесплодие с. х. животных. Сельхозгиз, 1938.
- Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии. Изд. АН СССР, 1943.
- Тихонов В. Н. К вопросу о плодовитости свиней в связи с некоторыми условиями эмбрионального развития. Вопросы животноводства юго-востока, т. 1. Сельхозгиз, 1953.
- Турбин Н. В. Новые данные мичуринской биологии о процессе оплодотворения. Всесоюзное общество по распространению политических и научных знаний. Лек. сер. II, № 54, 1952.
- Флегматов Н. А. Методы биологической стимуляции половой функции и сокращения яловости у самок сельскохозяйственных животных. Незаразные болезни сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз, 1953.
- Хватов Б. П. О строении и функциональных изменениях яичников домашних животных (докторская диссертация, Москва. ВИЖ, 1938); О развитии нормальных и экспериментальных желтых тел. Бюлл. exper. биол. и мед., т. 5, вып. 5—6, 1938. Некоторые данные о механизме овуляции. Журнал акуш. и гиг., № 6, 1939. Половой цикл и овуляция у коров. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 14, 1940. К методике изучения процесса оплодотворения и движения яиц в яйцеводах млекопитающих. Труды Крымского мед. ин-та, т. XII, 1950. Расположение яиц в яйцеводах млекопитающих и ранние стадии дробления. Труды Крымского мед. института 1. XII, 1952.
- Хватов Б. П. и Кузнецов Н. Н. О строении серозной оболочки матки свиньи и изменениях в ней, связанных с функцией органа. Успехи зоотехнических наук, т. 1, вып. 1, 1935. О строении серозной оболочки матки коров. Успехи зоотехн. науки, 4, 1937.
- Цицин Н. В. Пути создания новых культурных растений (Отдаленная гибридизация). Всесоюзное общество по распространению политических и научных знаний. Лекция, Москва, 1948.
- Шмидт Г. А. Как развивается зародыш. Сов. наука, 1952. — Эмбриология животных, т. 1. Советская наука, 1951, т. II, 1953.



СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Половое размножение животных и его биологическое значение . . .	5
Анатомия и физиология половой системы домашних млекопитающих	9
Строение половой системы самцов	10
Строение половой системы самок	17
Физиологические изменения половой системы	28
Оплодотворение и развитие ранних стадий зародышей млекопитающих	39
Половые клетки домашних млекопитающих	40
Овуляция	51
Продвижение сперматозоидов и яйцеклеток в половых путях самки	53
Оплодотворение	68
Дробление и ранние стадии развития зародыша в трубах . . .	84
Развитие зародыша в матке	106
Заключение	125
Литература	128





Редактор О. Жилькова
Технический редактор А. Ефет.
Корректоры В. Дурасова и Л. Коваленко.

НФ 13161. Объем 8,25 п. л., 8,14 уч.-изд., 7,98 авт. л. в одном печатном листе 39454 знаков. Формат бумаги 60×92 $\frac{1}{16}$. Тираж 2000 экз. Сдано в производство 28/IV-54 г. Подписано к печати 9.VI-1954 г.
Типолитография Крымиздата, г. Симферополь, ул. Кирова, 23. Заказ № 1785.
Цена 3 р. 05 к.



Цена 3 р. 05 к.

30 470

gII 45055